

Série A, n° 368

N° D'ORDRE
1034

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

PIERRE STEPHAN,

PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE MARSEILLE.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA STRUCTURE DU TISSU OSSEUX DES POISSONS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

29 Juin, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,

GIARD,

} *Examineurs.*

LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1900.

Série A, n° 368

N° D'ORDRE
1034

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES,

PAR

PIERRE STEPHAN,

PRÉPARATEUR A L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE MARSEILLE.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA STRUCTURE DU TISSU OSSEUX DES POISSONS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

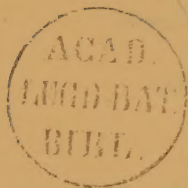
Soutenues le

29 Juin, devant la Commission
d'examen.

MM. G. BONNIER, *Président*

MUNIER-CHALMAS,
GIARD,

} *Examineurs.*



LILLE,
IMPRIMERIE L. DANIEL,

1900.

UNIVERSITE DE PARIS.

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS.

MM.

Doyen.....	Gaston DARBOUX, professeur.. Géométrie supérieure.
Professeur honoraire..	Ch. HERMITE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST Chimie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE Minéralogie.
	BOUTY Physique.
	APPELL Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX Chimie biologique.
	BOUSSINESQ Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD..... Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ..... Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie physique.
	KCENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN Géographie physique.
	GOURSAT Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN Histologie.
	PELLAT..... Physique.
	HALLER..... Chimie organique.
	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
	RIBAN..... Chimie analytique.
	RAFFY..... Analyse et Mécanique.
Professeurs adjoints...	LEDUC..... Physique.
	MATRUCHOT..... Botanique.
	HAUG..... Géologie.
	HADAMARD..... Calcul différentiel et intégral.
Secrétaire.....	FOUSSEREAU.

RECHERCHES HISTOLOGIQUES
SUR LA STRUCTURE DU TISSU OSSEUX DES POISSONS,

PAR

PIERRE STEPHAN,

Préparateur à l'École de Médecine de Marseille.

Planche I à VIII.

INTRODUCTION.

Depuis les premiers temps de l'emploi du microscope jusqu'aux recherches les plus récentes, beaucoup d'observateurs se sont attachés à l'étude du tissu osseux. A côté des histologistes, les chirurgiens et les pathologistes se sont occupés de sa constitution, à cause du grand intérêt qu'elle offrait dans la pratique médicale; les embryologistes ont porté une grande partie de leur attention sur le développement du squelette; les géologues eux-mêmes ont eu, dans un certain nombre de cas, à tenir compte de sa structure. Tous ces travaux ont poussé bien loin notre connaissance de la substance fondamentale et des cellules de ce tissu, comme aussi les notions que nous possédons sur ses différents modes de développement. Il aurait donc pu paraître un peu téméraire de faire encore porter nos recherches sur cet état d'évolution du tissu conjonctif. Bien que notre science soit toujours incomplète, le nombre des faits solidement établis est très grand et une description générale semblerait peut-être une œuvre bien impersonnelle. Mais nous nous sommes rappelés que l'anatomie comparée est un champ immense où il y a toujours une riche moisson à glaner. Les progrès journaliers de la technique histologique autorisent aussi

des interprétations nouvelles. Dans l'étude encore incomplète du tissu osseux des Vertébrés inférieurs, nous avons pensé pouvoir rencontrer des faits intéressants qui, sans modifier les résultats acquis par l'histologie classique, pourraient au moins les compléter et les généraliser.

La comparaison des tissus des différents animaux est à juste titre un des moyens employés par les histologistes pour élucider les questions obscures de structure organique des Vertébrés supérieurs. L'histologie comparée a pris dans la science une place dont l'importance ira en augmentant. Mais il faut l'avouer, on se heurte, dans cette étude à des difficultés plus grandes que dans l'anatomie des organes ; les formes et les rapports de ces derniers varient, mais avec régularité ; les tissus, au contraire passent les uns aux autres avec une facilité qui nous déconcerte. C'est pourquoi, si l'on veut aller plus loin que la description d'un certain nombre de types, si l'on veut procéder de la même façon qu'en anatomie comparée et chercher à exprimer les différentes étapes parcourues par ces tissus dans leur développement phylogénétique, on se trouve souvent embarrassé. Aussi l'étude de la descendance des tissus n'a-t-elle pas été abordée par un bien grand nombre d'observateurs et récemment KLAATSCH [90]* pouvait dire encore : « Die durchführung » der Descendenz für die Gewebe, hat sich noch nicht Bahn » gebrochen ».

Les recherches des embryologistes aussi bien que celles des pathologistes nous apprennent avec quelle facilité les tissus peuvent se transformer. Livrée à ses seules forces, l'histologie comparée est encore trop peu avancée pour nous donner des renseignements satisfaisants sur les relations des organismes dont on étudie l'anatomie microscopique. Elle doit se reporter constamment aux données de la zoologie pure et de l'anatomie comparée. C'est seulement en s'appuyant sur ces bases que l'on pourra songer à reconstituer l'arbre généalogique de ces tissus. Que les relations établies par la morphologie soient confirmées par l'anatomie comparée, cela est nécessaire pour l'étude de cette dernière ; mais inversement, dans bien des cas, l'emploi du microscope pourra expliquer et compléter les résultats de la morphologie elle-même.

Les tissus qui constituent le squelette n'ont évidemment pas pour

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'index bibliographique, page 426.

l'organisme une importance fonctionnelle aussi grande que le système nerveux, l'épithélium des glandes sexuelles ou celui du tube digestif; mais ils se prêtent mieux que tous les autres à l'étude que nous voulons faire. Ils sont éminemment caractéristiques des Vertébrés. Aussi nos recherches sont-elles limitées à un embranchement unique, quoique très important du règne animal. Les tissus musculaires nerveux, etc., se montrent dès les premières différenciations animales et les investigations devraient porter sur un nombre immense de types, ou rester bien incomplètes. Les tissus calcifiés sont au contraire beaucoup plus rares, et ceux que l'on rencontre chez les Invertébrés sont tellement différents des tissus osseux ou dentaires, que l'on ne peut songer à les rapprocher. PATTEN a bien décrit chez les *Limules* des formations ressemblant à des os dermiques [94]; mais leur signification est toute autre. De même qu'un squelette interne véritable est particulier aux Vertébrés et les caractérise, de même, les tissus ossifiés qui constituent les diverses pièces de ce squelette se rencontrent uniquement dans ce groupe, et nous n'avons pas à nous occuper d'en chercher des exemples ailleurs.

Si l'étude du squelette est essentielle quand on le considère dans l'organisme des Vertébrés actuellement existant, son importance devient prépondérante quand nous nous reportons à la paléontologie. Les Vertébrés sont les animaux chez lesquels les parties susceptibles d'être conservées dans la fossilisation ont avec l'organisation de l'animal les rapports les plus étroits; le squelette d'un Vertébré reflète sa constitution intime d'une façon bien plus fidèle que la coquille d'un Mollusque ou le test d'un Oursin. Et, par une particularité intéressante, ces restes fossilisés peuvent n'être pas seulement de simples reliquats, donnant des renseignements purement morphologiques; souvent ils sont susceptibles de montrer des particularités très importantes de leur constitution histologique, peuvent même, si l'on en croit SCHAFFER [105], présenter quelques caractères d'une façon plus manifeste encore, au point qu'ils permettent d'éclairer certains détails de constitution difficiles à distinguer dans les pièces fraîches. Les tissus ossifiés des Vertébrés sont donc les seuls tissus que l'on puisse étudier à l'état fossile. Ils ne faut évidemment pas exagérer la portée de ce fait, et penser que cette étude puisse être poussée bien loin, ou apporter des documents très nouveaux, et très différents de ceux qui donne

l'étude des tissus vivants, mais elle nous permet de contrôler par la paléontologie les données de l'anatomie comparée et de l'embryologie, et ses renseignements ne sont pas à dédaigner.

Aperçu historique. — L'étude des tissus calcifiés des Poissons date de très loin; ce sont surtout les écailles de ces animaux qui attirèrent l'attention des micrographes: WILLIAMSON [49, 51] BAUDELLOT [73] décrivirent les particularités intéressantes qui se rencontrent dans ces organes chez un grand nombre d'espèces. QNECKETT donne des renseignements souvent importants et très précis dans le *Catalogue of the R. College of surgeons*; on y trouve indiquées des formations dermiques aussi bien que des formations du squelette interne; mais l'auteur n'a pas cherché à en dégager d'idées très générales. OWEN [40], dans son *Odontography* fit porter ses recherches sur un très grand nombre de dents de toutes sortes, dont beaucoup de fossiles; il indiqua l'importance que peut avoir l'étude microscopique aussi bien que morphologique de ces organes dans la connaissance des Vertébrés. Plus tard, KÖLLIKER, dans son vaste travail sur les os des Poissons [58, 59], apporta plus d'ordre dans ses découvertes, établit une différence bien tranchée entre les os qui renferment des cellules et ceux qui n'en contiennent pas, et décrivit dans le squelette interne de nombreuses apparences analogues à de l'ivoire; il montra tout l'intérêt de la question. Dans la suite, GEGENBAUR [72], HERTWIG [75] décrivirent les relations étroites qui existent entre les écailles et les dents d'un côté, et les os d'autre part.

Les travaux de TOMES [74, 78] de SIRENA [114] sur les dents des Poissons, augmentèrent notablement nos connaissances.

D'ailleurs un grand nombre d'auteurs s'occupèrent des tissus composant le squelette d'une façon accidentelle, à propos de son développement par exemple: tels furent WALTHER pour le crâne [82], GÖTTE [81], SCHEEL [93], GRASSI [81, 82] pour la colonne vertébrale; KÖTLER [82] montra que, lorsque le squelette présente des hyperostoses, la structure de ces productions est celle des os normaux de ce poisson; d'autres étudièrent quelques cas particuliers, comme HARTING pour l'*Orthogoriscus*. Ces différentes œuvres sont trop nombreuses, trop indépendantes pour que nous puissions essayer d'en dégager une idée générale ou même en donner un historique; elles s'ignorent souvent les unes les autres,

et les études faites dans une direction ne semblent pas toujours profiter des progrès accomplis dans une autre branche. Nous devrions dès maintenant grouper ces travaux en autant de sections que nous serons obligés de le faire nous-même pour l'exposé de nos recherches; il nous semble donc plus logique de nous réserver d'en rappeler les résultats principaux au moment où ils auront un rapport plus direct avec les points dont nous traiterons.

Quelques auteurs seulement ont essayé d'entreprendre une étude générale sur les tissus calcifiés. BUSCH [81] émit un certain nombre d'aperçus philosophiques; mais il s'appuyait souvent sur des travaux trop anciens et bien incomplets. Nous devons signaler dans ces derniers temps le mémoire de KLAATSCH [90]; cet auteur se proposa de rassembler en un tout les connaissances, que l'on possédait et qu'il contribua à accroître, sur les *Hartsubstanzgeweben*; il tenta aussi d'en établir la phylogénie: pour lui, le premier tissu qui se développe est une formation épidermique, l'émail; la différenciation des autres tissus calcifiés, d'origine mésodermique, commence en contact avec cet émail et progresse de là vers les parties internes; la première ébauche de ces tissus est une substance calcifiée, homogène, sans aucune inclusion d'aucune sorte; avec la marche vers l'intérieur le tissu se complique en renfermant des prolongements cellulaires, des cellules entières, des faisceaux conjonctifs, des vaisseaux; de cette façon arrivent à se différencier toutes les variétés de tissus calcifiés. — RÖSE [97] essaya aussi une étude complète des tissus osseux et dentaires, mais il s'appliqua moins que l'auteur précédent à en donner une interprétation phylogénétique.

Objets des recherches. — Les recherches que nous avons entreprises devaient porter d'abord seulement sur les Téléostéens et demeurer beaucoup plus restreintes; mais nous nous sommes rendu compte de la difficulté de limiter ainsi notre étude sans courir le risque d'arriver à des résultats insuffisants. Ainsi nous nous sommes efforcés de faire rentrer dans le cadre de nos travaux le plus grand nombre possible de Vertébrés inférieurs, et nous avons examiné des représentants de tous les groupes que l'on désigne collectivement sous le nom de Poissons. Le nombre, déjà grand, des espèces qui nous ont servi est bien faible si l'on envisage l'ensemble des Poissons; mais nous nous sommes adressé aux types

les plus importants. Nous pensons qu'en multipliant les recherches, en ayant recours à une très grande quantité de ces animaux, on arriverait encore à rencontrer quelques faits nouveaux, à compléter certaines lacunes; mais il faudrait alors procéder tout à fait au hasard, dépenser une somme considérable de travail pour rencontrer certaines formes particulières; nous n'avons pas cru qu'il fût indispensable d'entreprendre une tâche aussi générale et dans laquelle nous nous serions heurté à des difficultés matérielles si grandes. Ce sera l'œuvre du temps plutôt que celle d'un observateur isolé.

La plupart des Poissons, sauf quelques genres tels que *Scomber*, *Clupea*, etc., dont les individus atteignent rapidement une taille à peu près définitive, peuvent être considérés comme ayant une croissance illimitée. Aussi les phénomènes de développement des organes, leur histogenèse, continuent-ils à s'accomplir pendant toute la durée de la vie. Les Poissons ne sont du reste pas les seuls dans ce cas, et KASTCHENSKO avait déjà attiré l'attention sur les avantages que cette particularité apporte à l'étude des os des Batraciens [81]. Il en résulte que, pour assister aux phénomènes de l'ossification chez les Poissons, nous n'aurons pas besoin en général de nous procurer des séries d'embryons ou de jeunes; on peut se borner à prendre l'os d'un Poisson assez âgé, et l'on trouve à côté du tissu adulte des points où ce tissu est en voie de développement. C'est ce que nous avons fait la plupart du temps. Nous n'avons pas négligé de prendre des jeunes alevins et d'étudier la formation des os; mais cette étude poussée très loin par de nombreux embryologistes, très utile pour le développement du squelette en lui-même, nous a donné seulement des renseignements restreints pour la première apparition du tissu osseux; généralement cette étude n'a pas été très fructueuse.

Méthodes employées. — Au cours de nos travaux nous nous sommes servis de méthodes très variées, aussi bien dans le but de contrôler les résultats les uns par les autres que pour satisfaire aux exigences d'un sujet aussi varié. Pour les Poissons que nous pouvions avoir à l'état frais, nous avons employé comme fixateurs la liqueur de FLEMING, de PERENYI, l'alcool, le formol à 10 % ordinaire ou en solution dans l'alcool au 1/3 picrique; quant aux Poissons que nous avons dû faire venir de loin, nous avons été parfois obligé de

nous contenter d'exemplaires fixés en entier dans l'alcool et destinés plutôt à rentrer dans une collection zoologique qu'à se prêter aux recherches histologiques; mais même dans ce cas nous avons pu trouver des faits intéressants.

Nous avons fait un grand nombre de préparations d'os non décalcifiés, montés dans le baume sec, afin de pouvoir étudier les corpuscules osseux et les canalicules de différentes sortes. La plupart du temps nous avons décalcifié soit avec la phloroglucine, soit avec l'alcool à 65° nitrique, soit avec la liqueur de PERENYI ou parfois avec l'acide picrique. Nos coupes étaient faites en général dans la celloïdine.

Nous avons coloré nos préparations par de nombreux réactifs. L'éosine hématoxylique de RENAUT nous a rendu de grands services; beaucoup de couleurs d'aniline nous ont aussi servi; les carmins nous ont été moins utiles. Pour colorer les parties protoplasmiques seules ou les isoler, nous avons employé la méthode de RENAUT, à la pyrosine et l'acide formique, et celle de ZACHARIADES avec la safranine suivie du traitement par la potasse à 40%.

Nous avons entrepris nos recherches sur les indications de notre Maître, M. le Professeur E. JOURDAN. Il les a suivies avec sollicitude, nous aidant continuellement de ses conseils. Nous nous faisons un devoir de lui exprimer ici notre sincère reconnaissance.

Notre gratitude va également à ceux qui nous ont fait profiter des fruits de leur expérience, notre Maître, M. le Professeur MARION, par ses savantes leçons, notre distingué collègue le Dr HAGENMULLER, M. le Dr VIALLETON, doyen de la Faculté de Médecine de Montpellier, M. le Professeur JULIN, de Liège, par leurs précieux avis.

Nous ne saurions oublier aussi ceux qui nous ont mis à même de mener à bien notre étude en nous procurant des matériaux de travail: nos anciens Maîtres, M. le Professeur HECKEL qui nous a fait venir de nombreux exemplaires vivants de *Protopterus annectens* et M. le Professeur VASSEUR qui nous a donné des restes de *Lepidosteus Maximiliani*; M. le Professeur DE ZOGRAFF, de Moscou, qui nous a envoyé les pièces du squelette d'*Acipenser ruthenus* et de jeunes *A. stellatus*; MM. les Professeurs BOULENGER et HOWES, de Londres, qui nous ont procuré des os d'*Amia* et de *Polypterus*; M. A. HALLEY, qui nous a expédié de Colombo une

belle collection de *Plectognathes* ; M. LEITH, manager of the Oceana Company, de qui nous avons reçu un *Synodontis schal* du Zambèze.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES TISSUS SQUELETTIQUES.

Le squelette n'est constitué chez les Vertébrés supérieurs que de trois espèces de tissus caractéristiques : l'os, l'ivoire ou dentine, et l'émail. L'émail est une formation épidermique ; son mode de développement et sa signification le séparent bien nettement des deux autres et nous ne nous en occuperons pas. L'os et l'ivoire, d'origine mésodermique, constituent seuls les véritables tissus du squelette, tels que ceux que nous voulons étudier. Ces deux tissus, voisins l'un de l'autre par leur apparence physique et leur composition chimique présentent de nombreux rapports au point de vue du développement ; mais ils diffèrent beaucoup par leur structure histologique et il est impossible, chez les Vertébrés supérieurs, de les confondre ou de trouver des passages de l'un à l'autre. Mais, lorsque l'attention des observateurs se porta sur les différents groupes des Poissons, on put reconnaître que ces distinctions si tranchées disparaissaient et qu'il était possible de rencontrer, soit dans les dents, soit dans les os, des tissus participant à la fois des qualités de la dentine et de l'os. On découvrit ainsi que certains os peuvent être parcourus par des canalicules semblables à ceux de l'ivoire ; le tissu propre des dents pouvait se compliquer et passer insensiblement à un tissu qu'OWEN désigna, pour exprimer ses affinités, sous le nom d'ostéodentine. Il y avait ainsi une série d'intermédiaires entre ces différents tissus ; on découvrit aussi des dispositions nouvelles, s'écartant par leurs caractères à la fois de l'ivoire et de l'os dont ils ne possèdent pas les éléments caractéristiques. On put voir également qu'il n'y avait pas de règle pour la constitution des pièces du squelette suivant la partie de l'organisme où elles se trouvaient ; un os pouvait être constitué comme une écaille ou d'une façon différente, sans règle générale. Ainsi, à mesure que se multipliaient les différentes variétés de ces tissus on les voyait former dans leur ensemble une vaste famille bien déterminée, dont les parties constituantes multiples passaient des unes aux autres, et qui se laissaient très mal séparer en sections

distinctes. Pour désigner leur ensemble d'un seul mot, les allemands leur donnent le nom de *Hartschubstanzgeweben* ; nous pouvons les appeler *tissus squelettiques*.

Il suffit de parcourir les traités classiques d'Histologie pour voir la diversité des méthodes employées par les auteurs pour exposer la constitution du tissu osseux et son développement. On peut par cette irrégularité se rendre compte de la difficulté que l'on éprouve à trouver un plan rationnel de description. On comprend aisément que lorsque cette description doit porter, non sur un seul tissu bien déterminé, mais sur un vaste groupe dans lequel il est difficile d'établir des subdivisions, cette difficulté soit encore plus grande. Pour établir des espèces, dans cette grande famille, il faut se baser sur des caractères propres aux tissus eux-mêmes, puisque ni leur lieu de développement ni les organes qu'ils constituent n'établissent entre eux des distinctions nettes et bien tranchées ; et nous ne pourrions établir des caractères individuels qu'après avoir examiné la constitution même de ces tissus, et la répartition des éléments qui entrent dans leur composition. Notre étude doit donc viser d'abord ces éléments, et afin d'apporter un peu d'ordre dans notre exposition, nous devons examiner successivement chacun d'eux, comme si nous avions à faire à un seul tissu, mais en indiquant les multiples particularités qu'ils présentent et la façon dont ils se montrent groupés.

Comme pour tous les tissus conjonctifs, nous devons distinguer une substance fondamentale et des éléments cellulaires. Nous étudierons d'abord la première, qui par sa calcification donne à ces tissus leur consistance caractéristique et leur permet de remplir leur fonction. Nous examinerons ensuite les rapports des cellules avec cette substance fondamentale. Puis nous envisagerons le développement dans ses différentes modalités et nous relèverons les particularités que les variations dans ce développement peuvent apporter dans la constitution définitive. Enfin nous chercherons à rassembler en un tout les connaissances que nous aurons acquises et nous nous demanderons s'il est possible de grouper ces tissus suivant un ordre rationnel.

CONSTITUTION DE LA SUBSTANCE FONDAMENTALE

L'étude de la substance fondamentale des tissus calcifiés est délicate ; si on veut l'étudier dans son intégrité, la difficulté d'en avoir des sections très minces est un grand obstacle ; si on la décalcifie sans de grandes précautions, les acides la gonflent, et ce gonflement en masque la structure ; aussi les opinions des auteurs sur sa constitution sont-elles souvent discordantes.

SHARPEY [67] montre le premier sur des os décalcifiés par l'acide nitrique une structure fibreuse de la substance fondamentale.

Après les recherches de RANVIER, sur les aspects que prennent les préparations de ces organes examinées à la lumière polarisée, VON EBNER décrit que la substance fondamentale est constituée par des fibres qui se croisent perpendiculairement ou obliquement dans les lamelles superposées que RANVIER avait déjà fait voir [75] ; ce sont des fibres collagènes, brillantes, très fines qui s'unissent en faisceaux pour constituer les lamelles. Sur les coupes on voit les faisceaux courir parallèlement ou se croiser, puis s'anastomoser. Les fibres, faisceaux et lamelles sont noyés dans une substance cimentante seule chargée de sels calcaires. Les lamelles paraissent striées ou ponctuées suivant la direction qu'y ont les fibres. — RANVIER [73] se montre disposé à accepter les conclusions de VON EBNER, mais fait toutes ses réserves au sujet de leur nature collagène.

BRÆSIQUE [87], après l'examen de coupes d'os décalcifié traité par l'acide osmique et l'acide oxalique, se rangea à l'opinion de VON EBNER. Il trouve les fibrilles moins fines que ne le dit cet auteur ; elles sont disposées de façons diverses. Il n'est pas correct de parler d'os lamelleux ou non, mais il vaut mieux dire : os à fibrilles disposées régulièrement ou irrégulièrement.

KÖLLIKER [84] distingue deux modes particuliers de constitution de la substance fondamentale : *lamellösse Knochensubstanz* et *grobfaserige Knochensubstanz*. La substance fondamentale est toujours constituée de fines fibrilles, diversement réunies en faisceaux. Il figure une lamelle prise à un humérus d'homme, dans laquelle on voit des fibres se croiser à angle droit. Cette lamelle présente un grand nombre de petites ouvertures qui servent au

passage des canalicules. Il n'admet pas la présence d'une substance interstitielle ; les sels calcaires sont déposés dans les fibrilles ; les fibres qui en sont dépourvues sont les fibres de SHARPEY. Une polémique s'éleva entre lui et VON EBNER sur la question de savoir si les fibrilles étaient ou non calcifiées, mais chacun conserva son opinion [84, 87].

VAN DER STRICHT [89] admet aussi la présence de faisceaux fibrillaires dans toute la substance fondamentale ; ces faisceaux présentent des ramifications, lesquelles peuvent s'anastomoser en réseau ; généralement ces faisceaux ne pénètrent pas dans les systèmes de HAVERS ; quelquefois ils le font et peuvent arriver jusqu'au niveau du canal ; les systèmes de HAVERS sont formés de fibrilles plus fines disposés régulièrement. Les cellules sont disposées le plus souvent contre les faisceaux fibrillaires.

SHAFFER d'après ses recherches sur des os fossiles, admet la même structure que VON EBNER [89].

CZERMACK [88] considère la substance fondamentale comme formée de fibres, sauf pour certains os embryonnaires : les variétés à substance fondamentale homogène et globulaire.

MATCHINSKY reprit l'étude de cette question par l'imprégnation au nitrate d'argent [95]. Si on examine, d'après cette méthode une lamelle d'un système de HAVERS de face, on voit qu'elle est formée de fibrilles très fines qui se disposent en faisceaux de différentes épaisseurs, pouvant atteindre de 3μ à $3\mu 5$. Ces faisceaux se comportent de diverses façons : ils peuvent se croiser régulièrement, former des réseaux. Les lamelles ainsi formées ont une épaisseur sensiblement égale et sont nettement séparées, les faisceaux de deux lamelles voisines courant dans des directions perpendiculaires. Parfois il y a des échanges de faisceaux ou de fibrilles. D'autres fois toutes les fibres courent parallèlement. MATCHINSKY considère ces fibrilles comme calcifiées, quant à l'existence d'un ciment inter fibrillaire, elle n'est pas démontrée mais elle est probable.

On voit donc qu'un grand nombre d'auteurs ont démontré, et par des procédés différents, la constitution fibrillaire de la substance fondamentale. En ce qui concerne les parties osseuses d'origine périostique, comme celle de la diaphyse d'un os long, nous ne pensons pas que personne ait jamais nié qu'elle soit formée de gros faisceaux de fibrilles ; il est du reste facile de s'en convaincre et il

suffit d'ouvrir un traité d'histologie pour voir qu'elle est classique. Aussi les recherches délicates dont nous avons parlé ont-elles porté surtout sur les formations médullaires ou les systèmes de Havers. Pour ces derniers, RENAUT également admet que la structure est encore la même, mais que les fibrilles sont beaucoup plus fines et moins individualisées en faisceaux parce que ces parties se développent dans un tissu conjonctif beaucoup moins différencié [98].

Malgré tous ces travaux, quelques opinions discordantes se firent jour. C'est ainsi que ZACHARIADES [89-91 96], ayant décelé par son excellente méthode l'extraordinaire abondance des filaments protoplasmiques issus des cellules, crut pouvoir en conclure que l'apparence de fibrillation du tissu osseux était due à l'existence de ces filaments ainsi qu'à celle des fibres de SHARPEY. Pour PETRAROJA, la substance fondamentale serait aussi homogène [95].

Enfin comme opinion mixte nous devons citer celle de RÖSE [95] et de KLAATSCH [90], pour lesquels toutes les substances dures sont formées par un tissu homogène, pouvant englober des fibres conjonctives de différentes tailles. Le tout est calcifié.

En ce qui concerne les dents, VON EBNER avait montré que la structure est également fibrillaire. TOMES [98], se rallie à cette opinion. Les fibrilles sont ordinairement très fines, mais peuvent être très évidentes, comme dans les dents de *Merlucius*, par exemple. Il cite aussi les observations de MUMMERY sur l'état de la substance fondamentale dans la carie dentaire.

Les auteurs qui se sont occupés des os des Poissons ont mentionné des états divers dans la substance fondamentale. KÖLLIKER [84] dit que tantôt elle forme des masses homogènes, comme chez les Leptocéphales, tantôt elle a une structure fibreuse. — POUCHET [75], parlant de la *substance ostéoïde ou spiculaire*, indique qu'elle est tantôt hyaline et transparente, tantôt fibreuse, ou bien encore constituée de substance granuleuse. — SCHMIDT-MONNARD [83], indique la grande quantité de fibres qui sont renfermées dans l'os. La substance osseuse qui se développe en premier lieu est toujours homogène; partout ailleurs les fibres conjonctives, homogènes et brillantes, pénètrent dans l'os perpendiculairement à la surface d'ossification. Il leur donne le nom de fibres de SHARPEY. Elles sont particulièrement nombreuses dans les parties à la formation desquelles contribuent de fortes traînées fibreuses. L'accroissement en épaisseur des travées se fait par dépôt de lamelles de Havers,

qui se distinguent par l'absence de fibres et sont tout à fait homogènes. — GRASSI [84] dit aussi que le premier tissu des doubles cônes vertébraux est homogène; chez l'adulte la substance ostéoïde est formée de lamelles concentriques traversées de fibres radiaires, aplaties.

Ainsi que nous le verrons à propos de l'étude de l'ossification, les formations osseuses périostiques jouent chez les Poissons un rôle prépondérant, et le tissu qui correspond à des systèmes de HAVERS ou médullaires est beaucoup plus réduit. Aussi ne devons nous pas nous étonner que l'on ait déjà remarqué combien était général l'état de fibrosité des os de ces animaux. Mais si nous considérons *un système de HAVERS* nous verrons que la structure n'est pas sensiblement différente de celle d'un os de Mammifère; la structure fibreuse est très difficile à mettre en évidence et elle est extrêmement fine; nous n'avons pas employé les moyens spéciaux mis en pratique par BRÆSIKE et MATCHINSKY, mais les cas où nous avons pu distinguer la fibrillation par les méthodes usuelles, nous autorisent à croire qu'elle existe toujours, mais d'une façon plus ou moins nette. Mais remarquons déjà, même ici, *une grande variété*, car à côté de formations d'origine médullaire semblant presque homogènes, il en est d'autres, comme les parties endochondrales du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*, où la constitution fibreuse *est très manifeste*.

En ce qui concerne la disposition lamellaire, qui est si caractéristique des systèmes de HAVERS des Mammifères, on peut rarement la distinguer chez les Poissons. Elle est nette dans certains os d'*Amia* et *Lepidosteus*. D'ordinaire, on voit bien une sorte de striation concentrique de la substance fondamentale, mais non un arrangement bien régulier.

Pour les parties osseuses d'origine périostique, la plus grande diversité se présente suivant la pièce du squelette que l'on considère, et l'espèce à laquelle cette pièce a été enlevée. Il nous a été possible dans presque tous les cas de mettre en évidence *la constitution fibreuse*, mais tous les états pouvant se rencontrer, depuis celui où l'on trouve de gros faisceaux, ordonnés d'une manière bien déterminée, jusqu'à ceux où il devient très difficile de distinguer les fibrilles et leur disposition. Nous devons du reste nous rappeler que les fibrilles conjonctives se comportent d'une façon éminemment variable suivant les espèces animales envisagées, au même âge et

dans le même organe. Dans des espèces très voisines, tantôt les fibrilles sont disposées en gros faisceaux bien distincts; tantôt l'individualisation de ces faisceaux ne se montre pas du tout. Nous trouverons une même variété dans la structure de la substance fondamentale du tissu osseux.

Nous porterons d'abord notre attention sur les cas où la disposition des faisceaux fibreux est le plus remarquable. A ce point de vue, le *double cône vertébral des Téléostéens* est tout à fait favorable. Constitué, ainsi que nous le verrons plus tard, par l'*ossification du ligament intervertébral*, qui doit maintenir solidement entre elles les différentes pièces de la colonne axiale et qui joue en même temps par rapport à la corde dorsale le rôle d'une sorte d'aponévrose de recouvrement, la possession de gros faisceaux semblait indiquée a priori. Effectivement, si l'on délamine à l'aide d'un scalpel une petite partie de ce double cône, on voit qu'elle est entièrement formée de *faisceaux fibrillaires qui se croisent à angle droit dans des plans successifs* (Pl. II, fig. 1). Mais, ainsi que nous l'avons déjà indiqué dans un précédent mémoire [98], les faisceaux longitudinaux n'ont pas une course absolument rectiligne; ils finissent par se recourber vers la corde, plus ou moins suivant les espèces et le résultat de cette disposition arciforme est d'établir une union entre les différents plans de lamelles superposées.

Dans les parties superficielles du squelette des Poissons nous trouvons une structure qui ressemble beaucoup à celle que nous venons de décrire. HERTWIG [74], KLAATSCH [20], ont montré la constitution de la pièce élargie ossifiée sur laquelle repose la partie saillante des écailles placoides des *Sélaciens* et qui leur sert de soutien, pièce désignée sous le nom de plaque basale, « *Basalplatte* ». Cette pièce, développée dans la partie supérieure du derme, n'en est qu'une partie ossifiée et en conserve la constitution aponévrotique. Elle est donc formée essentiellement de gros faisceaux fibrillaires horizontaux entrecroisés perpendiculairement dans les lamelles superposées, et de quelques faisceaux perpendiculaires à la surface, les « *durchbohrenden Bindegewebsbündel* », de HERTWIG, qui correspondent aux *fibres suturales* du derme des *Sélaciens*, décrites par RANVIER. — Les plaques osseuses qui forment les *écailles des Ganoïdes* ont la même structure dans leur substance fondamentale, ainsi que cela a déjà été indiqué par

HERTWIG et KLAATSCH. L'ensemble de leur revêtement représente en somme une aponévrose générale de recouvrement, ossifiée sous formes de plaques losangiques, et dont les intervalles laissés libres constituent les « *Schuppenligamente* ». Mais toutes les parties, ossifiées ou non ont la même signification, celle de fibres disposées en lamelles croisées, perpendiculairement dans des plans successifs.

Chez *Amia*, *Protopterus* et les *Téléostéens* à écailles cycloïdes ou cténoïdes, la *partie inférieure des écailles* est également formée d'un tissu aponévrotique d'une très grande netteté. Les faisceaux, très gros chez le Protoptère, décomposables en fibrilles, sont disposés en lamelles successives, dans lesquelles ils se croisent en direction perpendiculaire (Pl. III, fig. 6). On voit même, chez le Protoptère quelques fibres suturales. Mais comme toutes les écailles de ces animaux se recouvrent mutuellement à la façon des tuiles d'un toit, elles ne font pas, avec le tissu intermédiaire un ensemble aussi net que chez *Lepidosteus* ou *Polypterus*. Les faisceaux sont aussi plus individualisés, moins soudés en une masse osseuse compacte que chez les Ganoïdes osseux, aussi est-il plus facile de les dissocier avec des aiguilles, à la façon d'une lamelle fibreuse ordinaire.

Les plaques osseuses qui forment la *cuirasse des Lophobranches*, des *Triglides*, des *Acipensérîdes*, n'ont pas la même signification morphologique que les écailles dont nous venons de parler ; mais la structure de leur substance fondamentale est la même ; ce sont des lamelles fibreuses superposées, à fibrilles disposées en faisceaux généralement moins évidents que dans les écailles, souvent pourtant bien nets.

Les *apophyses vertébrales* de toutes sortes qui, dans les cloisons fibreuses intermusculaires se développent sous forme d'arêtes pour l'insertion des fibres des segments musculaires successifs, représentent un autre type de disposition des faisceaux fibrillaires. Si l'on dissocie l'une de ces aiguilles osseuses, on voit qu'elle est principalement formée d'une série de gros faisceaux fibrillaires parallèles à l'axe de la pièce (Pl. III, fig. 2). Ces faisceaux sont accolés les uns aux autres sur une grande partie de leur longueur ; mais de distance en distance ils sont écartés par des ouvertures allongées, en forme de boutonnières ; dans certaines parties, isolées avec succès, on voit des faisceaux présentant une direction perpendiculaire aux précédents s'insinuer entre eux au niveau de ces

boutonnieres. Ces faisceaux perpendiculaires à l'axe de la pièce ont une disposition rayonnante, comme l'on peut s'en rendre compte sur les coupes transversales ; sur ces coupes on distingue aussi une disposition concentrique de la substance osseuse, mais non de véritables lamelles. Au centre de la pièce, on distingue un feutrage des faisceaux plus lâche et irrégulier ; les fibres rayonnantes arrivent en ce point, s'y mêlent et il est difficile de distinguer les parties constituantes.

Quand on considère des *pièces osseuses formées de travées*, on reconnaît facilement à ces travées une constitution fibreuse, quoiqu'il soit difficile d'isoler les fibres par la dissociation, étant donnée l'architecture de l'os. La plupart des fibres sont parallèles à l'axe de la travée. Mais souvent aussi elles sont irrégulièrement entrecroisées, surtout au point de confluence de plusieurs travées. Enfin parfois, toutes les fibres semblent disposées sans ordre aucun, comme autour de la *corne frontale* de *Chimera monstrosa*, dans certaines parties de la plaque maxillaire de cet animal.

Les *aiguillons des nageoires* des *Acanthopterygiens*, *Cyprinidés*, *Acipensérédés*, ont une structure qui rappelle celle des arêtes ; la majeure partie des éléments ont une direction longitudinale ; on voit aussi des faisceaux fibrillaires rayonnant, mais moins nombreux que dans les aiguilles osseuses sur lesquelles s'insèrent des fibres musculaires, comme dans le squelette interne. En général aussi les faisceaux fibrillaires sont moins nettement individualisés, souvent même pas du tout.

Nous arrivons maintenant à des os dans lesquels les faisceaux ne sont plus nets ; on voit encore une structure fibrillaire très accusée ; mais on ne peut pas isoler facilement les éléments par la dissociation. Beaucoup d'*os du crâne*, chez la plupart des Poissons sont dans ce cas, sauf lorsqu'ils servent d'insertion à des pièces musculaires ; dans ce dernier cas, la structure fibreuse est encore très nette : par exemple dans le *supra-temporal* de *Protopterus* (Pl. III, fig. 1). Les os du crâne jouent surtout un rôle de protection, à la façon de boucliers ; ils sont reliés entre eux par des surfaces compliquées qui multiplient les points de contact et n'exigent par conséquent pas de ligaments très solides. Aussi les fibrilles sont-elles fines, souvent même difficiles à mettre en évidence.

Enfin, il est certains os, tels que l'*operculaire*, où il ne semble même pas y avoir de constitution fibrillaire manifeste. On parvient

facilement à les résoudre en lamelles; ces lamelles, vitreuses et homogènes, montrent, en outre des cellules, chez les Poissons qui en possèdent, un piqueté, formé par les traces de fibres suturales très nettes qui rattachent les lamelles entre elles.

La *partie superficielle des écailles des Téléostéens*, *Amia*, *Protopterus* est également formée d'une matière à peu près homogène, ou bien montrant à peine une légère fibrillation. Il en est de même souvent des écailles placoides et des dents, où la structure fibrillaire est très difficile à distinguer. Mais ces mêmes organes, peuvent chez certains Poissons acquérir une fibrosité évidente. C'est ainsi que les grosses écailles placoides qui forment les aiguillons de *Raja clavata* se montrent formées de fibres très faciles à voir; les dents de *Merlucius vulgaris*, de *Lophius*, sont aussi manifestement fibreuses; celles de *Chætodon* le sont également, mais là la calcification est très faible. Ces parties osseuses homogènes sont généralement assez fortement calcifiées, constituent des pièces compactes et très solides.

Il y en a quelques-unes comme la couche superficielle des écailles ganoïdes, celle de certaines écailles placoides désignées par WILLIAMSON sous le nom de *Ganoïne* où cette calcification est poussée à l'extrême, presque aussi loin que dans l'émail des Mammifères, au point que presque tout se dissout par la décalcification. Il ne saurait donc être question de parler de fibrilles dans ces organes.

Si nous considérons les régions où se forment ces os à texture homogène, nous voyons que ce sont des endroits où le tissu conjonctif est lâche, très peu différencié, souvent muqueux. En effet, la partie superficielle des écailles située à une faible distance de l'épiderme n'en est séparé que par quelques rangées de cellules presque sans fibres conjonctives. Les dents et les écailles placoides se forment tout à fait contre l'épiderme, et les papilles cellulaires qui leur donnent naissance sont encore des amas d'un tissu tout à fait embryonnaire. L'opercule ne joue qu'un rôle de protection, le repli cutané qui le constitue ne renferme pas de lames fibreuses très différenciées.

Dans les régions où une pièce osseuse à structure homogène est en continuité avec une partie très grossièrement fibreuse, le passage ne se fait pas brusquement de l'une à l'autre. C'est ainsi qu'au niveau de l'insertion des organes placoides sur leurs plaques basales,

on voit la fibrosité se montrer peu à peu ; la région superficielle de la plaque basale est finement fibrillaire ; vers l'intérieur elle passe au tissu à constitution aponévrotique, vers l'aiguillon elle devient homogène. La ganoïne des écailles de *Lepidosteus* passe à un tissu moins calcifié, puis on voit l'état fibrillaire apparaître peu à peu. Il y a donc un passage progressif de tous ces états les uns dans les autres, passage qui nous permet de conclure qu'en somme nous n'avons à faire qu'à des modalités différentes d'une même substance, qui tantôt est hautement différenciée en faisceaux bien nets, tantôt arrive à peine à manifester une structure fibrillaire.

Dans les premiers temps du développement du squelette osseux chez les alevins, la substance osseuse qui commence à se déposer, est, comme l'ont indiqué GRASSI, SCHMIDT-MONNARD, une matière homogène, vitreuse et brillante, sans fibres d'aucune sorte. Plus tard cette substance commence à se montrer fibrillaire, et dans les régions telles que le double cône vertébral, on arrive peu à peu, à mesure que l'animal se développe, à la structure grossièrement fibreuse de l'adulte. Les premiers débuts des écailles sont également représentés par l'apparition d'une délicate lamelle homogène au milieu d'une couche de cellules embryonnaires. — Il y a ainsi une concordance complète entre la substance osseuse qui se forme et la substance fondamentale du tissu conjonctif dans lequel s'accomplit l'ossification. Quand le tissu conjonctif est à un état embryonnaire, soit à cause du jeune âge de l'animal, soit à cause de sa situation dans le corps, le tissu osseux est, lui aussi, formé d'une substance fondamentale peu différenciée. Mais lorsque l'ossification a lieu dans une région fibreuse déjà très bien développée, on voit se former ce tissu osseux constitué de gros faisceaux, que nous avons décrit. Si l'on considère que dans le développement des systèmes de HAVERS la moelle qui occupe les canaux est à un état aussi embryonnaire et muqueux, nous pourrions assimiler ces systèmes à des parties restées à un état de développement très primitif. Et le phénomène qui remplace un os très grossièrement fibreux par un autre finement fibrillaire, c'est-à-dire une partie à éléments ossifiés quand il sont déjà bien différenciés, par une autre dont les éléments ossifiés ont atteint un stade peu avancé, ce phénomène indique une progression dans la précocité de l'ossification, qui arrête toute différenciation ultérieure de la substance fondamentale. C'est là une tendance de même nature que celle qui amène la

différenciation précoce des organes, dans le cours du développement embryologique, c'est-à-dire que ce qui a été appelé *accélération embryogénique*. On pourrait lui donner le nom d'*accélération histogénétique*.

Il semble permis également d'attribuer à un phénomène du même ordre la formation de cette première substance homogène, des très jeunes Poissons, et l'on peut penser que cet os embryonnaire est le résultat d'une accélération histogénétique, qu'il représente par conséquent bien une substance conjonctive ossifiée avant d'avoir atteint une certaine différenciation, et non une substance osseuse théorique, vierge, pour ainsi dire, qui ne deviendrait fibreuse qu'en renfermant les éléments du tissu conjonctif. Pour nous la substance fondamentale du tissu osseux des Poissons a exactement la même structure que celle du tissu conjonctif, mais que le tissu conjonctif à un moment quelconque de son évolution et sous une quelconque de ses formes.

La substance fondamentale du tissu osseux des Poissons *n'est donc pas fondamentalement différente de celle des Vertébrés supérieurs*. La plupart des auteurs admettent que chez les Mammifères et les Oiseaux la substance osseuse est une forme et une modification particulière du tissu fibreux il en est de même chez les Poissons. Mais les modalités de cette substance osseuse chez les Vertébrés inférieurs sont *plus nombreux qu'ailleurs* : nous ne trouvons pas, chez les Mammifères de véritables aponévroses ossifiées. Nous ne trouvons pas non plus chez l'adulte, de masses absolument homogènes et aussi fortement calcifiées que la ganoïne. Mais dans son essence la structure est absolument la même.

NATURE ET RÉPARTITION DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

Nous connaissons maintenant la structure de la substance fondamentale des tissus calcifiés du squelette des Vertébrés, c'est-à-dire de la partie qui leur donne leurs principaux caractères physiques et leur raison d'être au point de vue physiologique ; nous avons vu que cette substance a partout, sinon le même aspect, au moins la même essence ; nous pouvons nous occuper des éléments plus vivants, mais aussi plus variables de ces tissus, c'est-à-dire des cellules et de leurs prolongements protoplasmiques.

Chez les Vertébrés supérieurs, dès les premiers temps de l'application du microscope aux études anatomiques, on reconnut l'existence générale, dans tous les os proprement dits, de corpuscules particuliers que l'on appela les corpuscules osseux. De même on vit que le tissu principal des dents, l'ivoire, était parcouru d'un nombre considérable de canalicules parallèles, rayonnant de la pulpe vers la périphérie : les canalicules de l'ivoire. Chacun de ces tissus était bien nettement caractérisé et localisé. Aujourd'hui encore, chez ces animaux, on ne connaît ni une autre disposition ni une autre variété de tissus squelettiques : nous ne pouvons citer comme exception que le fait signalé par HERTWIG que l'angulaire, le pterygoïde et le para-sphénoïde des *Urodèles*, sont formés d'un tissu conjonctif calcifié, ne renfermant pas de cellules.

Dès que l'on s'occupa d'effectuer chez les Vertébrés inférieurs, vivants ou fossiles, le même ordre de recherches, on s'aperçut que cette répartition des canalicules et des corpuscules n'était pas aussi absolue : c'est ainsi qu'OWEN décrivit sous le nom d'*ostéodentine* un tissu dans lequel les canalicules de l'ivoire pouvaient se mêler aux corpuscules osseux. WILLIAMSON [49] montra que, dans les os des *Ganoïdes*, on observe ce même mélange. METTENHEIMER [54] signala que, dans les os des *Tetragonurus Cuvieri*, le réseau calcifié qui les constitue ne renferme pas de corpuscules osseux. QUECKETT [55], décrivit aussi un certain nombre d'os de Poissons dépourvus de corpuscules ; tels sont les os de *Gadus morrhua*, *Zaesusfaber*, *Pleuronectes*, *Tetrapterus*. D'autres, sans renfermer davantage de corpuscules, sont caractérisés par la présence de canalicules branchus ; parmi eux : *Ephippus*, *Chaetodon*, *Sparus*,

Scarus, Exocetus, Fistularia. Enfin KÖLLIKER [58], d'après son étude qui porta sur un très grand nombre d'espèces attira vivement l'attention sur cette absence de corpuscules, et divisa les Poissons en deux grands groupes, suivant qu'ils possèdent du tissu osseux véritable à corpuscules, ou seulement de la substance ostéoïde, avec ou sans canalicules.

Il suffit de ces données générales pour voir qu'il n'y a pas nécessairement une différence tranchée entre les os et les dents, et nous nous rendons compte que *les tissus calcifiés peuvent renfermer des corpuscules ou des canalicules, ensemble ou séparément, ou ne présenter ni l'un ni l'autre de ces éléments*. Nous pouvons donc envisager quatre cas et rien que quatre et nous allons les étudier successivement.

CORPUSCULES OSSEUX.

KÖLLIKER, résumant ses observations sur la présence ou l'absence des corpuscules osseux, fait remarquer que ces éléments sont limités aux groupes des *Ganoïdes*, *Sirénidés* et *Physostomes* : dans ce dernier groupe même, beaucoup de familles en sont dépourvues. Celles chez lesquelles on les rencontre sont les *Siluridés*, à l'exception de *Trichomycterus*, les *Cyprinoïdes*, *Characini*, *Mormiri*, *Salmones*, *Clupeinei*, *Muraenoïdei*, *Gymnotini*. Parmi les *Acanthoptérygiens* les genres *Thynnus* et *Auxis* seuls possèdent des corpuscules osseux.

Ces faits sont parfaitement exacts dans leur ensemble. Pourtant SCHMIDT-MONNARD [83] fait remarquer que l'on peut bien rencontrer quelques cellules isolées dans les os des autres espèces : c'est ainsi que l'on peut en trouver quelques-unes dans certains os d'*Esox, lucius* ; on en rencontre également parfois chez *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra*, *Cottus gobio*, *Gadus aeglefinus*, *Lotta vulgaris*.

Nous avons également pu rencontrer quelques corpuscules dans les os d'un certain nombre de *Téléostéens* qui en sont normalement dépourvus ; ils sont relativement abondants chez *Mullus surmuletus*, *Entelurus anguineus*, ils le sont davantage chez les *Tetrodontidés*, dans les portions osseuses assez épaisses. Mais souvent aussi on croirait voir un corpuscule alors qu'on n'est en présence que d'une très petite cavité médullaire renfermant trois, deux ou même une

seule cellule. Cela peut se voir par exemple chez *Merlucius*. Il y a de pareils canaux très étroits et de véritables corpuscules dans les plaques maxillaires de la Mole. En général ces corpuscules osseux isolés n'ont pas de prolongements ; chez les *Tetrodontidés* ils en ont parfois quelques-uns.

En ce qui concerne le contenu des corpuscules osseux, nous ne rappellerons que pour mémoire l'époque où l'on s'imaginait qu'ils étaient remplis d'un dépôt calcaire. C'est MEYER [48] qui le premier y vit des noyaux de cellules. Tous les histologistes qui étudièrent soigneusement des coupes d'os décalcifiés purent se convaincre qu'il en était bien ainsi. Mais longtemps on pensa que la cellule était une cellule plate, accolée à l'intérieur de la cavité du corpuscule. On resta surtout longtemps avant d'admettre que les cellules envoient dans l'intérieur des canalicules qui partent des corpuscules de fins prolongements qui s'anastomosent entre eux. A une époque toute récente, certains auteurs tels que RÖSE, s'appuyant sur les données d'une méthode aussi sujette à caution que les dépôts métalliques, prétendent que les canalicules osseux sont seulement des portions non calcifiées et chimiquement différenciées de la substance fondamentale, et que par conséquent les cellules osseuses sont des corps polyédriques dépourvus de longs prolongements ; cependant la plupart des auteurs sont d'accord pour admettre que les cellules sont réunies par des prolongements protoplasmiques, au moins à l'état jeune. Tels sont KÖLLIKER [82], BRÆSIKE [84], CHEVASSU [93] et RENAUT [89-91], ZACHARIADÈS [93], SHAFFER [81]. Pourtant, tandis que KÖLLIKER, RENAUT, ZACHARIADÈS pensent que ces filaments persistent toujours, BRÆSIKE, SHAFFER, croient plutôt qu'ils n'existent que dans le tissu jeune. Plus tard ces filaments s'atrophient et il ne reste qu'un dépôt granuleux discontinu à l'intérieur du canalicule.

Nous avons pu, en employant différentes méthodes, voir avec la plus grande netteté le réseau protoplasmique dans les os des Poissons. Le traitement par la potasse à 40 %, celui par l'éosine et l'acide formique, parfois la simple coloration à l'éosine hématoxylique ou même à la thyonine et à d'autres couleurs d'aniline, nous ont permis de voir les prolongements cellulaires (Pl. III, fig. 3 et 4). Nous avons pu constater les très grandes différences dans la facilité de coloration suivant les espèces. Nous ne pouvons pas faire

ici la comparaison des différents Poissons à ce point de vue, parce que les différences de fixation et de décalcification jouent aussi un grand rôle, et influent profondément sur l'action ultérieure des réactifs. Nous pouvons faire remarquer qu'alors que, chez *Lepidosteus*, les prolongements cellulaires apparaissent par les méthodes ordinaires de coloration aux couleurs d'aniline, chez *Polypterus*, *Protopterus*, ce n'est qu'avec les plus grandes difficultés que l'on peut réussir à appliquer la méthode de ZACHARIADÈS. Nous n'avons pas pu les colorer par l'éosine et l'acide formique.

On n'a pas retiré de l'étude comparée des cellules osseuses des Poissons de résultats bien importants. QUECKET indique que chez *Thynnus*, *Salmo*, les corpuscules n'ont pas de canalicules; que chez *Polypterus* les canalicules sont tellement nombreux qu'ils masquent presque le corpuscule lui-même. — OWEN considérait les canalicules et les corpuscules comme une même sorte de choses, les « *plasmatic canals* » les corpuscules étant des dilatations des autres; aux canalicules ordinaires s'ajoutent parfois des dilatations partielles, comme chez *Belone*, *Sargus* [84]. KÖLLIKER [66], fait remarquer qu'il y a des différences dans la nature des cellules osseuses, qui peuvent être dans un cas de simples aiguilles, comme chez *Thynnus*, *Macrostoma*, ou richement branchues: Clupéidés. Dans les collections du *Royal College of surgeons* sont figurés des corpuscules osseux d'un *Salmo* sans canalicules.

Nous avons entrepris la comparaison des formes que nous offrent les corpuscules osseux dans un certain nombre d'espèces de Poissons et nous avons reproduit les principaux types que nous avons rencontrés. Si dans ces conditions nous commençons par l'étude d'un Poisson à système osseux aussi rudimentaire que *Protopterus annectens*, nous sommes immédiatement frappés par la taille énorme des cellules osseuses, par le nombre et la complication extraordinaire de leurs prolongements (Pl. I, fig. 1): QUECKET [55] avait déjà fait remarquer, qu'à l'exception de ceux d'un grand Poisson fossile, figurés dans son *Catalogue*, les corpuscules osseux de *Lepidosiren* sont les plus volumineux que l'on connaisse. Ces prolongements sont énormes au point où ils s'attachent sur la cellule, puis ils se ramifient à l'infini. Ces ramifications ont lieu dans des plans différents, passent les unes au-dessus des autres; cependant elles semblent partir surtout en grand nombre de la périphérie de la cellule, être moins nombreuses sur ses faces.

Si nous comparons ces cellules osseuses de *Protopterus* à celles d'animaux plus rapprochés de ceux dont le tissu est classique, à des cellules de la voûte du crâne de *Triton taeniatus* (Pl. I, fig. 2), par exemple, nous voyons que, malgré la grandeur habituelle des éléments de cet animal, leur taille est beaucoup moindre que celle de *Protopterus*, les prolongements de la cellule sont beaucoup plus déliés, mais leur disposition dans l'espace est assez analogue, en ce sens qu'ils partent surtout de la périphérie de la cellule et se ramifient ensuite dans divers plans. Chez la Grenouille (Pl. I, fig. 3), dans la même région, les prolongements conservent mieux leur diamètre sur toute la longueur, se ramifient moins souvent, et en revanche partent plus nombreux de la cellule. Chez *Lacerta muralis* (Pl. I, fig. 4), ce caractère est encore poussé plus loin, mais les corpuscules osseux sont encore plus petits.

Si, au contraire, nous prenons une autre direction et nous portons du protoptère vers les ganoïdes osseux, nous trouvons des cellules encore assez grandes, avec de longs prolongements ramifiés. Mais aussi bien la longueur des cellules que la complication des prolongements, sont loin d'atteindre l'état que nous avons rencontré chez *Protopterus*. Ces prolongements partent du reste tous du bord de la cellule, et s'ils se ramifient dans des plans différents, ce n'est qu'à une certaine distance. Chez *Polypterus*, dans certaines parties telles que les écailles, on voit des cellules où le buisson formé par ce réseau est extrêmement touffu et masque la cellule elle-même, comme l'indiquait QUECKETT. Chez *Lepidosteus* (Pl. I, fig. 6), *Amia* (Pl. I, fig. 7), la taille de la cellule et la complication des prolongements diminuent encore ; ils sont presque entièrement limités au plan de la cellule et n'envoient qu'exceptionnellement des ramifications au dehors de ce plan. Chez *Acipenser* (Pl. I, fig. 9, 10), ce caractère s'accroît encore.

Cette simplification des cellules et leur étalement dans un seul plan se retrouvent chez presque tous les *physostomes* que nous avons étudiés. Il est facile de s'en rendre compte, soit que l'on isole les cellules par la potasse à 40 %, soit que l'on étudie les corpuscules osseux. Dans le premier cas, les cellules étant plus ou moins mobiles se présentent sous différents aspects ; mais elles ont toujours une tendance à s'étaler horizontalement et l'on voit aisément que leurs prolongements ne partent que de la périphérie. Dans le second cas, l'examen d'une coupe longitudinale d'un os cylindrique et

plein, tel que le sont les côtes, les rayons branchiostéges de certains genres est particulièrement instructif (Pl. I, fig. 13). Si la section passe suffisamment suivant l'axe de l'organe, on voit, au centre, des cellules dont le corps est étalé, avec des prolongements répandus partout à sa périphérie (*a*, *b*) ; en se rapprochant du bord de l'os, le corps de la cellule se montre aminci transversalement (*c*), on ne voit dans toute leur longueur que les prolongements parallèles à l'axe de la côte, ce qui donne à la cellule un aspect allongé. Les prolongements latéraux se montrent réduits, en raccourci ; si on élève l'objectif, on peut les suivre d'un côté, si on l'abaisse on les suit de l'autre. Enfin, en se rapprochant encore du bord, on ne distingue plus du tout de prolongements latéraux et le corpuscule osseux vu par sa tranche présente un aspect fusiforme (*d*).

Nous devons pourtant mentionner une exception à la disposition que nous venons de décrire chez certains Siluridés. Chez *Synodontis schal* (Pl. I, fig. 14), dans des coupes de la carapace ou des rayons des nageoires, l'aspect rappelle absolument celui que l'on rencontre dans les canaux de Havers des Mammifères ; des deux faces du corpuscule partent un grand nombre de canalicules osseux, fins, parallèles entre eux, d'un diamètre régulier. Dans les points où la coupe n'est pas perpendiculaire aux plans des cellules, on voit, en outre des corpuscules osseux et de leurs prolongements, un très grand nombre de petits points noirs correspondant à des sections de canalicules.

La forme des cellules, leur degré de ramification varient énormément suivant les genres de Téléostéens ; les différences consistent surtout dans la grandeur des cellules, la longueur et l'épaisseur relatives des prolongements, leur abondance au départ de la cellule. Il semble qu'il serait fastidieux de s'arrêter longtemps à l'étude de ces diverses modifications et que l'on n'en pourrait pas tirer un grand enseignement. Je signalerai cependant que chez un Poisson de la famille des *Murénidés*, assez différencié puisqu'il est adapté à la vie des grandes profondeurs, le *Symenchelys* (Pl. I, fig. 17), les cellules présentent une certaine simplification, leur taille est minime, leurs prolongements réduits.

Chez certains Poissons de la famille des *Salmonidés*, *Salmo salar* *Salmo fario* (Pl. I, fig. 20), *Coregonus oxyrhynchus* (Pl. I, fig. 18), les cellules ne présentent en aucune façon les longs filaments protoplasmiques ramifiés que l'on trouve dans les autres groupes ;

elles peuvent se montrer plus ou moins épineuses, quand elles sont fusiformes leurs deux extrémités sont très allongées ; elles peuvent même être bizarrement contournées. Soit en examinant des corpuscules osseux sur des os montés dans le baume sec, soit en préparant les cellules avec l'éosine ou la potasse à 40 %, on ne peut signaler l'existence d'aucun prolongement cellulaire (Pl. III, fig. 5). Du reste le protoplasma de ces cellules se montre comme une lame mince, difficilement colorable, d'aspect pour ainsi dire desséché. Le noyau vésiculeux apparaît comme un cercle clair. Il est probable d'après cette structure que le rôle fonctionnel de ces cellules est très réduit.

Chez *Thynnus* (Pl. I, fig. 21), la plupart des cellules osseuses, comme cela a été figuré par KÖLLIKER [84] dans la sclérotique de ce Poisson, sont fusiformes, très allongées, extrêmement abondantes. Dans les lames verticales on peut cependant trouver des types qui s'écartent de cette forme allongée et présentent les aspects irrégulièrement découpés dont nous parlions chez les *Salmonidés*.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil général sur les indications que nous venons de donner, nous constatons que *c'est chez les Poissons les plus généralisés, que la disposition se rapproche le plus de ce qu'elle est dans les autres groupes*. Dans les types plus spécialisés, ces cellules tendent de plus en plus à se réduire ; aplaties et comprimées entre les lamelles osseuses, elles sont étalées dans un plan ; les cellules contenues dans un même plan sont extrêmement éloignées les unes des autres, et si elles ont entre elles des rapports anastomotiques, ce que nous ne croyons pas pouvoir affirmer avec certitude, *elles ne sont pas reliées d'un plan à l'autre par des anastomoses transversales*. Ces cellules ne sont donc pas en état de se nourrir bien activement, et encore moins d'exercer sur le tissu où elles sont enfermées une influence bien grande. Cette action est certainement encore plus restreinte chez le *Symenchelys*, les *Salmonidés*, *Thynnus*. Le premier de ces Poissons est évidemment une forme bien spécialisée ; le groupe des *Salmonidés* apparaît très tard dans les couches géologiques ; enfin *Thynnus* est un *Acanthoptérygien*. Cette réduction des cellules correspond donc à une organisation plus différenciée des Poissons chez lesquels on la rencontre. *Une tendance semble indiquée, à s'éloigner de la constitution compliquée primitive pour arriver à des formes de plus en plus simples*. Nous reviendrons plus loin sur ces résultats

afin de tâcher d'en trouver une application dans l'interprétation de phénomènes du même genre.

Dans les formes que nous venons d'étudier, les cellules osseuses rappellent celles du tissu conjonctif lâche. Par la façon dont elles se laissent comprimer entre des plans de lamelles, elles font songer aux modifications que subissent les cellules dans les différentes formes du tissu fibreux. Nous allons voir un cas où elles revêtent une forme encore plus particulière, c'est l'écaille de *Protopterus annectens*.

Dans la couche superficielle, dure, homogène, des écailles des *Dipnoïques*, KÖLLIKER avait indiqué des ostéoplastes; WIEDERSHEIM [90], GUNTHER [71] ne les ont pas revus; KLAATSCH [80] les a retrouvés chez *Ceratodus*. Chez *Protopterus annectens* nous n'en avons pas rencontré. Dans la couche inférieure dont nous avons décrit la constitution fibreuse et que PANDER désigne sous le nom d'*Isopédine*, KLAATSCH mentionne des corpuscules osseux, sans dire s'il les a étudiés chez *Ceratodus* ou *Protopterus*. Chez ce dernier il nous semble difficile de parler réellement de corpuscules osseux, les faisceaux fibreux peuvent, sous l'influence de la dessiccation se rétracter légèrement et l'on pourrait confondre avec les corpuscules osseux ou leurs prolongements les espaces interfasciculaires. Par contre, après décalcification les cellules osseuses se voient facilement, et présentent des particularités intéressantes. Sur des coupes transversales, on voit, à cause de la constitution aponévrotique des séries de faisceaux, coupés transversalement et se présentant sous forme de petits cercles ponctués, alterner avec des traînées fibrillaires qui représentent les faisceaux coupés suivant leur longueur. Entre les lamelles fibreuses on voit des cellules (Pl. III fig. 6). Du côté qui correspond aux faisceaux coupés en travers, le noyau se montre légèrement déformé, présentant des échancrures peu prononcées imprimées par les faisceaux. Le corps cellulaire exagère ces caractères et s'insinue entre les faisceaux en fines fibres protoplasmiques. Si on traite une écaille entière par la méthode de ZACHARIADÈS, on isole de belles cellules plus ou moins rectangulaires, à crête d'empreinte (Pl. III, fig. 7). Des filaments protoplasmiques continuent souvent ces crêtes au moment où elles atteignent le bord de la cellule, réunissant parfois entre elles deux cellules voisines *a*. La structure de ces cellules concorde entièrement avec celles des aponévroses d'enveloppe, et complète l'identité entre les deux formations,

qui nous avait été déjà indiquée par la constitution des faisceaux fibrillaires.

Chez *Amia calva*, la couche inférieure de l'écaille est également formée d'Isopédine. Ainsi que l'indique KLAATSCH, il y a des cellules dans la partie supérieure de cette couche fibreuse; la partie inférieure en est dépourvue. Étudiées à sec, en tant que corpuscules osseux (Pl. I, fig. 24), elles ne peuvent pas nous renseigner suffisamment sur leur structure, pour la même raison qui nous masquait la constitution de celles de *Protopterus*. Par la méthode de ZACHARIADES, nous pouvons isoler des *cellules fusiformes, allongées*, dont les prolongements sont marqués *d'un certain nombre de points ou de traits plus foncés* (Pl. III, fig. 8, *a b*), placés de distance en distance. Sur le corps de la cellule, et correspondant à ces points nous voyons de petits traits foncés, parallèles, qui, en arrivant au bord, se continuent parfois en un très mince filament. Ces lignes ou ces points correspondent aux crêtes d'empreinte que nous avons décrites chez *Protopterus*, et il est intéressant de les voir se reproduire même sur de simples prolongements cellulaires. On voit aussi quelques cellules qui ne sont plus fusiformes, mais présentent plusieurs prolongements, ramifiés comme ceux des cellules de la zone externe, homogène de l'écaille, mais dont les prolongements présentent aussi des crêtes d'empreinte. Ces cellules sont plus superficielles que les cellules fusiformes, et établissent un terme de passage entre ces dernières, et les cellules osseuses ordinaires de la couche homogène.

CANALICULES DENTAIRES.

De même que pour les corpuscules osseux, les premiers observateurs pensaient que les canalicules qui, dans l'ivoire des dents, rayonnent de la pulpe vers la périphérie, sont comblés par un dépôt de matière granuleuse calcaire. HENLE [66], MÜLLER, OWEN [40,41], sont dans ce cas. C'est J. TOMES [53] qui découvrit que chacun de ces canalicules est occupé par une fibrille molle, en continuité avec une cellule de la surface de la pulpe. KÖLLIKER, WALDEYER, NEUMAN [63], confirmèrent que chacune des cellules formatrices de l'ivoire envoie à son intérieur un prolongement, contenu dans une sorte de fourreau, très hautement différencié au point de vue de sa résistance chimique, qui est connu sous le nom de gaine de NEUMAN. SENTI

SIRENA [74], C. TOMES [71], confirmèrent le fait pour les Reptiles et les Poissons.

D'autre part WILLIAMSON [49] avait donné en 1849 la description de la structure d'une écaille placoïde, qu'il avait désignée sous le nom de « *dermal tooth* », avec une cavité pulpaire portant de nombreux canalicules ramifiés qui ressemblent à ceux de la dentine des dents de *Sélaciens*. HUXLEY [75] confirma cette conformation. LEYDIG indique que la substance des écailles des *Requins* et des *Raies* est une *modification du tissu dentaire*.

HERTWIG [74] fut le premier à entreprendre une étude approfondie de ces productions dermiques. Comme les faits que nous avons observés concordent entièrement avec ceux qu'il cite, nous résumerons rapidement la description qu'il en donne. La partie essentielle, l'aiguillon, de l'écaille placoïde est traversée par des canaux plus ou moins gros qui partent d'une petite cavité, située à la base de l'écaille et remplie d'une masse conjonctive. De la cavité pulpaire centrale, un faible nombre seulement de gros canaux prennent leur origine, et quelques-uns aussi des petits. Le plus grand de ces canaux va constamment vers la pointe et remplit de ses branches latérales presque toute la masse homogène de l'aiguillon. Les canaux se ramifient, de sorte qu'à la périphérie ils se perdent en rameaux très fins. La pulpe est formée d'un tissu conjonctif riche en cellules et en vaisseaux ; sa partie superficielle est couverte d'une couche cellulaire à disposition épithélioïde. La plupart de ces cellules n'envoient dans la dentine aucun prolongement. Ceux qui sont situés à l'ouverture du canal dirigé vers la pointe, montrent un état particulier, elles sont plus cylindriques, possèdent un gros noyau et, à leur extrémité périphérique, un long prolongement ; elles envoient ces prolongements en un faisceau, dans le canal. Au commencement du canal, on voit quelques cellules isolées au milieu des fibres. Ces filaments protoplasmiques se partagent entre les différents canalicules. On distingue donc des cellules semblables à de véritables odontoblastes ; d'autres semblent uniquement destinées à la formation de la dentine. HERTWIG tout en homologuant le tissu des écailles placoïdes à l'ivoire des dents, spécifiait que c'est « *ein eigenthümlich modificirtes dentin* ».

Dans les boucles de *Raja clavata*, particulièrement à la partie basale, il est facile de voir la différence qui existe entre les cellules à prolongements protoplasmiques et celles qui ont servi

à l'édification de l'écaille (Pl. III, fig. 9 et 10) ; celles-ci, ayant achevé de remplir leur fonction, forment sur toute la surface de la cavité pulpaire une couche serrée de cellules aplaties, couche dont il est généralement difficile de distinguer les parties constituantes *eg.* Au contraire, les cellules à prolongement odontoblastique sont situées profondément dans la pulpe ; elles sont très allongées, perpendiculairement à la surface ; comme elles ne sont pas très abondantes et qu'elles ont une très grande affinité pour l'éosine et le pyrosine, elles ressortent avec une grande netteté *co* ; souvent ces cellules ont deux ou trois noyaux, ou même un plus grand nombre (Pl. III, fig. 9) ; elles sont du reste parfois tellement allongées et resserrées au milieu de leur longueur, que l'on ne saurait dire si l'on a deux cellules ou une seule. Elles peuvent s'anastomoser entre elles. Quelquefois elles offrent avec la paroi des vaisseaux des rapports remarquables (Pl. III, fig. 10), et cette particularité, ajoutée à leur forte coloration et à la multiplicité des noyaux, pourrait faire songer à établir une certaine analogie avec les *ostoclastes* ; mais l'absence de séries de coupes ne permet pas de se montrer plus affirmatif sur leur nature. Quoi qu'il en soit, il est bien certain qu'il y a, en l'état actuel, une différence tranchée entre les cellules formatrices de l'écaille et celles qui président à sa nutrition. Ces dernières, par leur éloignement de la substance fondamentale semblent être dans l'impossibilité d'avoir servi à sa formation.

Comme les raies sont des *Sélaciens* bien différenciés, modifiés d'une façon spéciale, que nous avons à faire, dans leurs boucles à une adaptation particulière des organes placoides, cette grande différence entre les deux sortes de cellules n'est certainement pas un état plus primitif que celle moins grande que l'on observe chez les Squales ; comme, d'autre part, chez ceux-ci les débuts de l'ivoire se montrent comme une mince couche calcifiée, homogène, dépourvue au début de prolongements protoplasmiques, comme, aussi, la partie pulpaire et la partie canaliculaire passent de l'une à l'autre sans transition brusque, il semble que *cette formation de fibres protoplasmiques n'est qu'un état secondaire*, correspondant à une sorte de pénétration par la pulpe de la substance dure. L'état primitif de la dentine serait au contraire d'être dépourvu de tout élément protoplasmique à son intérieur. Mais comme les écailles placoides, avec la constitution que nous leur connaissons sont extrêmement anciennes, que nous les trouvons déjà parmi les

dépôts géologiques du silurien supérieur, que nous ne connaissons par conséquent aucune formation adulte plus simple qu'elles, que nous puissions considérer comme plus primitive, nous sommes obligés de conserver un doute sur la nature de cet état primitif, et, ainsi que le dit KLAATSCH, *de les admettre comme une formation donnée*, dont nous pouvons examiner les modifications, mais sur l'origine de laquelle il nous est difficile de nous prononcer.

L'ivoire des dents des *Téléostéens* ressemble souvent à celui des Vertébrés terrestres; le revêtement odontoblastique de la pulpe est continu et chaque cellule envoie dans la dentine un ou deux prolongements de grandeur bien régulière, courant parallèlement les uns aux autres. C'est ici *une modification de l'état inférieur opposée à celle que nous avons trouvée chez Raja clavata*.... Alors que chez ce dernier poisson s'accroissait la différence entre les cellules sclérogènes et les cellules à prolongement protoplasmique, dans la dentine des Téléostéens, comme dans celle des Vertébrés supérieurs, toutes les cellules ont revêtu la double propriété de présider à la formation de la substance fondamentale et d'assurer sa nutrition grâce à une fibre protoplasmique.

La paroi externe des dents des Vertébrés, et les écailles placoides des Sélaciens ne sont pas les seuls endroits du squelette où l'on rencontre des prolongements cellulaires tels que ceux que nous venons de décrire. Les dents d'un certain nombre de Squales, tels que *Lamna* possèdent en outre de la couche externe de dentine ordinaire, une pulpe en grande partie ossifiée. Ce tissu osseux de la pulpe, de même que celui de la plaque basale, contient aussi des canalicules dentaires rayonnant autour des canaux pulpaux dans la substance fondamentale.

Il en est de même dans les travées osseuses qui parcourent l'intérieur des grandes plaques masticatrices de *Chimaera monstrosa* (fig. dans le texte 1, *tro.*). Mais cet organe mérite encore plus d'attirer notre attention par la constitution de ses parois. OWEN [40] considérait ces dents comme formées par de la vasodentine. HILGENDORF [86] indique que les travées qui constituent la masse de ces plaques ont la disposition de l'os de Poisson véritable; quant aux parois de ces plaques, elles présentent par endroits des systèmes de canalicules branchus, mais qui manquent d'une surface limitante bien nette.

Les plaques masticatrices de *Chimœra monstrosa*. — Les deux parois, antérieure et postérieure, de chacune desquelles partent des travées qui vont s'anastomoser en réseau, s'aminçissent vers la base, ou elles présentent chacune un bord d'accroissement (fig. du texte, 1, *l.*). Examinons la structure fine de ce bord d'accroissement. La paroi qui devient très mince n'est pas calcifiée jusqu'au bout; l'extrémité en est à peine colorée. Elle est revêtue de plusieurs rangs de cellules scléroblastiques qui président à son élaboration. Des filaments protoplasmiques partent des cellules et réunissent les deux couches opposées de scléroblastes (Pl. III, fig. 11). Ces tractus protoplasmiques ne vont pas directement d'une



FIG. 1. — Coupe transversale du maxillaire inférieur de *chimœra monstrosa*. — *Ch.* cartilage; *l.* lamelle formant la paroi antérieure; *tro* travées osseuses; *pl.* perlschnure.

couche à l'autre, mais ils se ramifient et s'anastomosent, formant autour des fibres coupées en travers qui constituent la substance fondamentale un réseau à mailles arrondies, ressemblant par sa forme au réseau des prolongements cellulaires des tendons ou des os

fibreux. En remontant vers le sommet de la plaque masticatrice, la paroi osseuse s'épaissit, mais le réseau garde les mêmes rapports, seulement les filaments protoplasmiques, en pénétrant dans la substance fondamentale sont un peu plus épais. La calcification qui apparaît un peu plus haut ne change rien à cette disposition. Plus haut, nous voyons que les prolongements cellulaires, qui dépendent de la couche externe ne se sont pas sensiblement accrus. Au contraire, les prolongements des sclérobastes internes sont plus développés, d'une épaisseur notable à leur naissance; ils prennent de plus en plus l'aspect et la valeur de prolongements odontoblastiques. En s'approchant encore plus du bord libre de la plaque, leur importance devient plus grande, ils finissent par devenir très épais, et même par former des faisceaux comme dans les formations placoïdes des Sélaciens.

Il faut remarquer ce mode particulier de formation de fibres cellulaires, qui ne présentent point à leur début une extrémité libre à pointe perdue dans la dentine, comme cela est généralement le cas, mais qui sont d'abord de courts filaments d'union entre deux séries de sclérobastes; puis, par atrophie de la couche externe, apparaît une constitution semblable à celle de la dentine ordinaire. On pourrait se demander si l'on n'est pas en présence d'un mode très primitif de formation d'un tissu calcifié, qui expliquerait la valeur morphologique de la dentine. De même que, dans le développement ontogénétique de *Chimæra*, la couche externe prend une valeur différente et le produit élaboré passe du mésoderme, au milieu duquel il s'est formé, à une situation superficielle, de même, dans le développement phylogénétique des Sélaciens, la dentine pourrait être apparue comme une formation intra-mésodermique.

Sans vouloir nous prononcer sur la signification morphologique des plaques masticatrices de *Chimæra monstrosa*, que les uns considèrent comme des dents soudées et les autres comme une formation osseuse, qui aurait pris la prédominance sur les dents elles-mêmes, nous devons considérer cet organe comme une formation bien spécialisée. Si du reste les *Holocéphales* sont sous bien des rapports des types d'une organisation très inférieure, sous d'autres ils sont très différenciés. Et en ce qui concerne les formations placoïdes, nous en rencontrons sur la corne frontale, les organes d'accouplement: ces formations sont parfaitement constituées en tant qu'écailles placoïdes et leur localisation en des

points si déterminés, indique évidemment qu'elles ont subi une régression. Il y a lieu de supposer que la plaque masticatrice a subi des modifications aussi importantes que les autres organes placoides, et ce serait une hypothèse toute gratuite que de prendre son mode de formation comme type précurseur des formations de dentine. Que le processus ait été le même, qu'il y ait eu une migration des organes externes de protection du mésoderme contre l'épiderme, c'est très possible ; mais nous n'avons pas le droit de le déduire de l'examen de la plaque maxillaire de la chimère, et en tout cas les deux phénomènes auraient été tout à fait indépendants.

COEXISTENCE DE CORPUSCULES OSSEUX ET DE CANALICULES DENTAIRES.

La question de l'existence, dans les os de certains Poissons, de fibres analogues à celles de la dentine, et pouvant établir entre eux et les formations dentaires une étroite analogie de structure histologique, a été depuis longtemps abordée par les anatomistes. QUECKETT avait déjà mentionné le fait chez *Fistularia*, *Sphyræna barracuda*, *Belone vulgaris*. KÖLLIKER [84, 53], confirmant ces observations les étend à de nombreux groupes, particulièrement aux *Plectognathes*, *Pharyngognathes*, *Sparidès*, *Squamipennes*, où cette structure est très développée, et à de nombreux autres Poissons, chez qui la formation est moins importante. Cette opinion resta répandue assez longtemps, mais SCHMIDT-MONNARD [83] expliqua l'apparence qui y avait donné lieu ; dans le squelette de *Esox*, *Perca*, *Lucioperca*, *Acerina*, *Cottus*, *Gadus*, *Lota*, il n'a pu constater la présence d'aucun canalicule dentaire, et en conclut que la croyance à leur présence provient d'une confusion avec les fibres de SHARPEY, dont la disposition, dans les coupes transversales de nageoires, ressemble étonnamment à la disposition de canalicules dentaires. Malgré cela, BUSCH [81, 79] admet que le tissu osseux des Poissons est traversé d'un nombre extraordinairement grand de canaux cylindriques assez larges. RÖSE [102] indique encore dans certains os du Brochet, tels que le vomer, l'existence d'une structure dentiniforme.

Il suffit, chez un grand nombre de Poissons, de faire des sections d'os non décalcifié et de les monter dans le baume sec, pour être

convaincu de la facilité avec laquelle on pourra confondre leur aspect avec celui des dents de la plupart des Vertébrés ; des sortes de canalicules partent quelquefois en abondance de la surface, et s'enfoncent plus ou moins normalement dans la substance fondamentale. Mais sur les coupes d'os décalcifiés, colorées par des réactifs capables de différencier le protoplasma des fibres conjonctives, comme l'éosinè hémotoxylique, par exemple, on s'aperçoit facilement que les ostéoblastes, qui recouvrent la surface des pièces osseuses examinées, n'envoient nullement à leur intérieur de filaments comparables aux fibres de Tomes. Par contre on voit parfaitement que l'image donnée par l'examen de la pièce sèche correspond à des séries de fibres conjonctives qui pénètrent radiairement dans l'os (Pl. II, fig. 3). Dans une côte, un rayon de nageoire, la majorité des fibres ossifiées ont une direction longitudinale ; elles sont croisées perpendiculairement par ces fibres radiaires, qui ne sont pas calcifiées, ce qui indique leur coloration plus faible par le réactif employé ; ce fait explique aussi leur disparition dans les pièces montées à sec.

Mais si l'absence de fibres protoplasmiques est un fait définitivement établi pour la plupart des cas où l'on en décrivait autrefois chez les *Téléostéens*, il est pourtant certain que l'on peut, chez certains *Plectognathes*, mettre en évidence quelques fins prolongements cellulaires comparables à ceux qui existent dans les dents ; ils ne forment, du reste, qu'une minime partie de ce que l'on avait considéré comme canalicules dentaires dans les os de ces Poissons. Nous n'en avons trouvé que chez les *Tétrodontes*, dans les régions où les travées osseuses présentent une épaisseur suffisante. En employant alors des colorations appropriées, on met nettement en évidence des cellules généralement un peu plus volumineuses que la couche des ostéoblastes au milieu de laquelle elles se trouvent. De ces cellules partent un (Pl. III, fig. 12) ou deux (Pl. III, fig. 13) filaments protoplasmiques, qui s'enfoncent assez loin dans la substance fondamentale, en présentant quelques modifications. Si l'on a coloré la substance fondamentale, on distingue nettement que le filament protoplasmique est bordé sur ses deux côtés d'une marge plus claire que le reste de l'os, et qui correspond au canalicule dans lequel il est contenu. Ces cellules à prolongement peuvent occuper un point quelconque de la bordure de la travée ; mais le plus souvent elles sont situées au fond des

petites encoches que présente ce bord, et s'y trouvent parfois réunies au nombre de deux ou trois. Dans certains cas, on peut voir une cellule osseuse fusiforme, allongée dans le même sens que la fibre, et dont le prolongement externe s'unit à une branche de cette fibre (Pl. III, fig. 14).

Os des Ganoïdes osseux. — Nous avons ainsi ramené à des proportions très réduites les formations à aspect d'odontoblastes des os des Téléostéens. Pour les Ganoïdes, nous devons au contraire en relever l'importance. C'était un fait connu depuis WILLIAMSON [49] que les écailles et les os du crâne des ganoïdes renferment des canalicules semblables à ceux des dents. KÖLLIKER décrit aussi une constitution analogue. Mais comme ces auteurs s'étaient abusés sur la signification de pareils canalicules chez les Téléostéens, leur simple constatation ne pouvait pas être considérée comme suffisante pour établir leur homologie avec des dents. — HERTWIG [79] reconnut aussi l'existence de ces tubes dans les écailles de ces Poissons, où ils sont plus grands à la face inférieure qu'à la face supérieure, et se divisent en tubes plus fins à leur extrémité. Sur les coupes sèches ils se remplissent d'air ; sur les coupes décalcifiées, ils sont remplis en partie par une substance granuleuse ; à leur embouchure se trouve une cellule ; il faut admettre que ce sont des tubes de dentine et l'écaille possède ainsi des caractères doubles. — KLAATSCH [90] vit aussi ces canaux et les odontoblastes situés à leur entrée, et dans certains cas trouva des cellules à leur intérieur, ce qui le fait hésiter à les considérer comme de véritables canalicules dentaires ; mais il ne croit pas qu'il y en ait dans les vertèbres. — Pour NICKERSON [88], KLAATSCH s'est trompé en décrivant des cellules à l'intérieur des tubes ; elles sont seulement près de sa surface. Au niveau de l'ouverture de chacun des canaux se trouve une grosse cellule. Quant au terme d'odontoblastes, employé par HERTWIG, il est peut-être mal choisi, puisque le propre de la dentine est de ne pas renfermer de cellules. Chaque canalicule est entouré d'une gaine.

Nous avons trouvé que les écailles de *Polypterus* renferment un assez grand nombre de canalicules dentaires, partant principalement des canaux vascularisés qui parcourent leur intérieur. Du même canal médullaire on voit partir des canalicules de toutes les

dimensions, les uns très petits, les autres encore extrêmement longs et ramifiés (Pl. I, fig. 22). Par contre les autres os de cet animal ne nous ont pas semblé renfermer de pareils canalicules.

Ces derniers sont au contraire très abondamment répandus dans les os de *Lepidosteus* et *Amia* (Pl. II, fig. 4). Les vertèbres aussi bien que les os superficiels, les formations haversiennes édifiées à la place d'os déjà formé ou de cartilage, aussi bien que l'os provenant directement de l'ossification périostique, *toutes ces parties sont traversées par de nombreux canalicules, occupés, comme ceux des dents, par une fibre protoplasmique issue d'une cellule située à leur embouchure.* Par une simple coloration à l'éosine hématoxylique, on peut parfaitement voir les fibres protoplasmiques contenues à l'intérieur de ces canalicules. On en voit les fines ramifications par l'éosine et l'acide formique, ou la potasse à 40 % (Pl. III, fig. 15-17, Pl. IV, fig. 1).

Chez *Lepidosteus* et *Amia* ces fibres protoplasmiques ne se présentent pas avec les mêmes caractères. Chez le premier elles sont généralement d'une largeur assez uniforme sur toute leur longueur, qui est considérable. Leur direction est plutôt régulière. Elles ne sont guère ramifiées qu'à leur extrémité quoiqu'elles puissent présenter quelques branches sur tous les points de leur trajet (Pl. IV, fig. 1). Leur épaisseur est réellement très grande, là où elles sont bien développées, elle est en moyenne de 4 μ , avec de faibles variations; quant à leur longueur, nous en avons mesuré de 50 centièmes de millimètre. Pour nous faire une idée de la grandeur que représentent ces mesures, nous pouvons dire que les cellules osseuses, au niveau de leur noyau mesurent environ 5 μ , épaisseur à peine plus grande que celle des canalicules. Dans les couches osseuses d'une faible largeur, comme les petits systèmes de Havers des vertèbres, la taille des fibres protoplasmiques est parfois minime, ce qui explique pourquoi KLAATSCH dit qu'il ne paraît pas y en avoir. La cellule, qui occupe l'entrée des canalicules et y envoie un prolongement, est arrondie, volumineuse, fait saillie au milieu des cellules qui recouvrent la surface de la pièce osseuse. Elles renferment la plupart du temps un seul noyau mais parfois deux ou trois (Pl. III, fig. 17).

Chez *Amia*, contrairement à *Lepidosteus* nous avons une grande diversité dans la taille des canalicules et de leur contenu. L'épaisseur varie d'une fraction de μ jusqu'à 6 μ ; le développement

en longueur est aussi très variable; leur direction est plus capricieuse que chez le précédent. Ils ne conservent pas cet aspect cylindrique manifesté chez *Lepidosteus*; les branches qu'ils envoient, présentent les mêmes caractères de variabilité. Souvent la fibre présente des sortes de crêtes d'empreinte au niveau desquelles partent de fins filaments. L'ensemble des ramifications est plus important que chez *Lepidosteus* (Pl. III, fig. 15 et 16).

Comment devons-nous interpréter ces prolongements cellulaires si particuliers? Nous avons vu que chez *Amia* leurs dimensions varient énormément; on n'observe aucune régularité. Au contraire, dans les dents les fibres protoplasmiques sont remarquablement régulières en largeur et en longueur; de plus leur épaisseur est à peine d'1 μ , tandis que les fibres des autres pièces du squelette, atteignent parfois, nous l'avons vu, 4 et 6 μ . Cette diversité, le fait que quelques-unes seulement des cellules envoient des prolongements dans la substance fondamentale, établissent une différence avec la structure des dents.

Le protoplasma qui constitue ces fibres se colore vivement en rouge brique par l'éosine. Il a alors un aspect assez homogène, un peu gras, opaque. Il n'y a généralement pas autre chose dans les canalicules que ce protoplasma. Pourtant dans certains cas, dans des fibres plus larges on trouve des noyaux très nettement contenus à leur intérieur. Il n'est pas possible d'admettre une explication comme celle de NICKERSON, d'après lequel ces noyaux appartiendraient à des cellules situées à la surface du canalicule. Ils sont un peu allongés suivant la direction de la fibre, alors que toutes les cellules osseuses ont au contraire une direction transversale (Pl. III, fig. 16 e). On voit parfois des fibres protoplasmiques très minces au moment où elles rentrent dans la substance fondamentale et qui s'élargissent beaucoup un peu plus loin, devenant ainsi longues et ramifiées; d'autres fois cet élargissement se fait encore, après un court trajet d'une fibre très mince, mais la partie ainsi élargie est courte, présentant des ramifications à sa périphérie. Enfin on voit parfois simplement une cellule nucléée, allongée perpendiculairement à la surface d'ossification (Pl. III, fig. 16 d). On observe donc toutes sortes d'intermédiaires entre les grosses fibres protoplasmiques, et des cellules ainsi disposées. Ces cellules ont de la sorte une disposition entièrement différente des cellules osseuses ordinaires (Pl. III, fig. 15 et Pl. IV, fig. 1); c'est pourquoi, même s'il est vrai

qu'il n'y a que des différences de plus ou de moins entre elles et les fibres, on est toujours en présence de formations spéciales, difficiles à expliquer. Mais en ne s'en tenant qu'aux faits, on constate qu'un résultat de cette disposition est d'établir une circulation nutritive complémentaire de celle des cellules. Si l'on considère les Ganoïdes seuls, en opposition avec les Vertébrés supérieurs, on voit qu'au point de vue fonctionnel ces fibres, traversant perpendiculairement les lamelles, jouent le même rôle que les nombreux canalicules osseux qui partent des deux faces d'une cellule de Mammifère. L'ensemble de la circulation est assuré dans un cas par un seul système de cellules, dans l'autre par deux systèmes d'éléments, qui se complètent mutuellement. Mais nous savons que cette formation de fibres chez les *Ganoïdes* est un fait isolé; les *Physostomes*, ont également leurs cellules osseuses étalées dans des plans parallèles à la surface, plus rigoureusement encore que les *Ganoïdes*; pourtant il n'y a ni canalicules osseux ni système de fibre protoplasmiques. Aussi l'influence nutritive de ces dernières n'est-elle peut-être pas indispensable, et nous ne sommes pas autorisés à dire que ce soit là la signification véritable de ces formations.

Nous avons vu que chez *Lepidosteus* les ramifications forment un bouquet de petites branches au sommet de la fibre. D'autre part, il n'est pas fréquent de voir un pareil prolongement cellulaire passer d'un système de Havers à un autre ou d'un système périostique à un système de Havers. On distingue même les interruptions absolument nettes au niveau des lignes de séparation. Ces deux faits nous indiquent qu'en général ces fibres ne pénètrent pas dans la substance fondamentale par une végétation, et que l'accroissement en longueur doit se faire comme dans la dentine ordinaire au niveau du corps cellulaire. Les exceptions à cette règle, plus fréquentes chez *Amia*, montrent l'existence de propriétés végétatives dans certains cas.

Les *Acipensérîdés*, qui sont certainement inférieurs pour l'ensemble de la constitution du squelette aux *Ganoïdes osseux* ne possèdent pas trace, dans leurs os de canalicules analogues à ceux de ces derniers. Les *Dipnoïques* qui ont aussi un système osseux si rudimentaire ne contiennent dans leurs os que des cellules. Nous ne pouvons donc pas songer à regarder les fibres protoplasmiques des os des *Ganoïdes* comme des formations primitives, mais bien plutôt comme des éléments acquis d'une façon secondaire.

Les dents d'*Amia*. — Il existe ailleurs que dans les os proprement dits, simultanément des fibres protoplasmiques et des cellules osseuses. Ce sont les dents d'*Amia calva*. Nous n'avons trouvé ce fait indiqué nulle part, et pourtant la structure de ces organes en fait un type particulier de formations dentaires. Leur forme est très simple, avec une pulpe volumineuse et une paroi peu épaisse, sans plissements ni canaux vasculaires d'aucune sorte. Nous reviendrons plus loin sur la partie tout à fait externe, qui ne renferme pas d'éléments vivants. Plus en dedans on rencontre des canalicules dentaires nombreux, réguliers, fins, d'une épaisseur inférieure à $1\ \mu$; ils arrivent jusqu'à la paroi interne où il est difficile de distinguer les différents odontoblastes dont ils proviennent. Dans la partie interne de cette région parcourue par les fibres dentaires, on rencontre de belles cellules osseuses étendues parallèlement à la surface de la dentine; elles présentent à chacune de leurs extrémités un ou deux prolongements (Pl. iv, fig. 2). Sur des coupes traitées par la potasse à 40 %, elles s'étalent dans le champ du microscope suivant leur plus large surface, et l'on voit qu'elles portent des prolongements à leur périphérie; elles ne diffèrent donc pas des autres cellules osseuses du squelette, si ce n'est qu'elles sont peut-être un peu moins aplaties. Les plus petites dents que l'on rencontre dans une section de la mâchoire ont une structure normale, sans cellules osseuses, ce qui nous explique que la partie externe des dents adultes en est généralement dépourvue. Il est donc bien évident *que ces cellules sont d'une acquisition secondaire*. Elles représentent un perfectionnement dans les moyens de nutrition de la substance de la dent, et non pas un état primitif.

Nous observons donc chez *Amia calva* un remarquable phénomène de convergence dans la constitution histologique du squelette. Le tissu osseux y a acquis des fibres analogues à celles de la dentine; à la dentine vraie, se sont ajoutées des cellules osseuses, et ainsi se montre une ressemblance très grande entre deux parties douées primitivement d'une constitution différente.

ABSENCE DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

Nous arrivons maintenant au dernier cas qui se puisse présenter dans la constitution des os : la substance fondamentale ne renferme ni cellules ni prolongements cellulaires. C'est le cas, ainsi que l'a

montré KÖLLIKER [58] pour les *Plectognathes*, *Lophobranches*, *Pharyngognathes*, *Anacanthines*, tous les *Acanthoptérygiens* sauf *Thynnus*, et les familles de *Physostomes* : *Cyprinodontes*, *Esoces*, *Galaciar*, *Scopelini*, *Chauliodontida*, *Heteropygii*, *Symbranchi*, et le genre *Trichomycterus*. La grande majorité des espèces de *Téléostéens* est comprise dans ce groupe.

KÖLLIKER désigna ce tissu osseux particulier sous le nom de *substance ostéoïde*. Cette expression d'*ostéoïde* pourrait prêter à quelque confusion, à cause de l'abus que l'on en a fait. C'est ainsi que RANVIER donne ce nom, dans les os longs en voie d'ossification, à la partie du cartilage calcifié située immédiatement au-dessus du dépôt osseux. VIRCHOW applique la même dénomination au tissu que l'on trouve dans certaines tumeurs malignes du tissu osseux, qui se forment au-dessous du périoste chez les rachitiques. Mais nous pensons qu'en raison de l'ancienneté de la définition de KÖLLIKER on doit réserver ce nom de *tissu ostéoïde* à celui des os sans cellules des Poissons.

Nous avons vu que pour KÖLLIKER le tissu ostéoïde pouvait être parcouru par des canalicules. Pour POUCHET [75] qui le désignait aussi sous le nom de *substance spiculaire*, tantôt il est hyalin et transparent, tantôt il renferme des parties qui semblent être des noyaux atrophies du tissu générateur. GRASSI décrivait le tissu osseux du Brochet comme uniforme et sans canalicules.

A l'étude de cette substance ostéoïde se rattache une question importante : ou bien elle représente la continuation d'un état primitif ou bien c'est une structure secondairement acquise. — KÖLLIKER admettait que la substance ostéoïde est plus primitive, à la fois à cause de l'absence des cellules, qui, d'après lui est un signe d'infériorité, et à cause des groupes de Poissons où l'on trouve des cellules osseuses, groupes qu'il considère comme mieux organisés et plus élevés dans la série des Poissons. — KLAATSCH [90] est d'une opinion contraire ; la substance ostéoïde dériverait plutôt du tissu osseux possédant des cellules : les *Acanthoptérygiens* sont plus évolués que les *Physostomes*. Il trouve surtout un fondement à son opinion dans l'écaille. Jamais les écailles des *Acanthoptérygiens* n'ont de cellules dans leur couche externe ; cet état se retrouve dans les *Physostomes* les mieux spécialisés : *Chaetossus*, *Clupea harengus*, tandis que les formes les plus inférieures en possèdent. Il y a aussi des types intermédiaires dans

l'intérieur du squelette ; par exemple *Esox*, que KÖLLIKER range dans les formes sans cellules en renferme quelques-unes, et il se rapproche tant des autres *Physostomes* que l'on ne peut considérer son état comme plus primitif.

L'étude des restes géologiques des Poissons ne peut pas nous renseigner suffisamment sur ce point. Dans le Crétacé, où apparaissent les premiers *Téléostéens*, des *Acanthoptérygiens* bien différenciés se trouvent à côté des *Physostomes* et des *Plectognathes*. — Mais en étudiant les cellules osseuses, nous avons fait remarquer la réduction progressive qu'elles subissent, à mesure que l'on approche de groupes plus modernes et mieux spécialisés. Il est logique de penser que *le défaut de cellules osseuses est le résultat de la même tendance générale qui amenait leur atrophie chez les Salmonidés*.

Ainsi que l'indiquait KLAATSCH, il est nécessaire, pour comprendre la structure des os sans cellules de se rappeler quelques particularités microscopiques. Les os formés de substance ostéoïde sont beaucoup plus grêles que les autres ; ils sont formés de travées plus délicates, leur permettant d'avoir avec une fermeté aussi grande, un poids moins considérable que ceux des *Physostomes*. Or, nous le verrons plus tard, ces lamelles sont le résultat d'une évolution particulière dans le développement, et ces lamelles, d'une grande minceur, sont facilement accessibles aux actions nutritives des masses conjonctives de la moelle, et la présence de cellules dans leur intérieur ne semble pas être d'une grande utilité. Il n'est donc pas étonnant qu'elles aient disparu au cours de l'évolution.

Nous avons vu que la partie superficielle de *la couche d'Isopédine des écailles d'Amia* renferme des cellules osseuses particulières à crêtes d'empreinte. KLAATSCH avait déjà montré que la partie profonde de cette couche est dépourvue de toute cellule, comme il en est du reste aussi pour toute la couche fibreuse des écailles de *Téléostéens*. Pour KLAATSCH, la présence de cellules dans la partie superficielle du tissu sclérosé, et leur disparition dans la région inférieure montre que leur absence chez les *Téléostéens* est *un fait secondairement acquis*.

Nous partageons entièrement l'avis de KLAATSCH. De plus le

changement de forme que nous avons décrit à ces cellules, qui, ramifiées dans la partie superficielle deviennent fusiformes plus bas, nous indique des étapes dans la marche de cette disparition. La compression par les faisceaux, des cellules et de leurs prolongements, compression qui amène la production des crêtes d'empreinte, nous confirme encore dans notre opinion en nous faisant comprendre le mécanisme qui s'oppose au développement cellulaire.

Il est de toute évidence que l'écaille d'*Amia* reproduit au cours de son évolution un état analogue à celui qui persiste pendant toute la vie chez *Protopterus*, état où toute la couche inférieure est pourvue de cellules. Chez les Téléostéens, au contraire, plus différenciés, il n'y a pas du tout de cellules dans la couche fibreuse de l'écaille. Il est certain que nous avons à faire là à une disposition acquise secondairement. Et puisqu'il est ainsi encore démontré qu'il y a chez les Poissons une tendance des cellules osseuses à disparaître, nous devons penser que la substance ostéoïde provient phylogénétiquement d'un os primitif qui a perdu ses cellules.

Chez les Sélaciens, les plaques basales des dents et des écailles placoides sont également dépourvues de tout élément protoplasmique. Le passage de la dentine primitive, qui forme l'aiguillon de ces organes, au tissu basilaire est progressif en ce qui concerne les prolongements cellulaires comme nous avons vu qu'il l'est pour la structure de la substance fondamentale. Quelques rameaux protoplasmiques rayonnent de la pulpe ou des canaux médullaires qui relient cette pulpe au tissu conjonctif environnant. Mais ailleurs, dans la plus grande partie de la plaque basale, il n'y a ni fibres ni cellules. La question de savoir si cette substance a la signification d'une disposition primitive ou d'une adaptation secondaire serait très importante à élucider ; mais de même que pour la dentine des aiguillons, nous manquons de matériaux ; nous ne pouvons pas trouver un état inférieur à celui qui nous est donné. Cependant, par analogie avec ce qui s'est passé pour la substance ostéoïde, nous supposons que le tissu de la plaque basale n'est peut-être pas une disposition primitive, que c'est aussi un tissu dépourvu de cellules par disparition. Le phénomène est du même ordre que celui qui s'est passé chez les Téléostéens, mais beaucoup plus ancien, et les

deux processus sont absolument indépendants l'un de l'autre à ce point de vue.

La *couche superficielle des écailles des Ganoïdes, la ganoïne*, dont nous avons indiqué la structure homogène, si calcifiée, est dépourvue de cellules et de prolongements cellulaires. Cette couche de ganoïne apparaît tard ; NICKERSON ne l'a pas vu chez des animaux ayant moins de 34 cent. de long. Comme, au début du développement, les cellules qui recouvrent la couche superficielle de l'écaille contribuent à la formation de celle-ci, et que quelques unes y sont même enfermées, il s'en suit que le revêtement homogène très calcifié est une dérivation de l'état primitif, acquise au cours du développement ontogénétique, comme il en est pour la partie inférieure de la couche d'Isopédine d'*Amia*.

La *partie superficielle des écailles de Protopterus annectens*, et de celles de la plupart des *Téléostéens* est aussi dépourvue de cellules. Elle correspond à la fois à la ganoïne et à la zone d'abord formée par les cellules de la couche superficielle. Nous voyons là l'extension jusqu'au début du développement du processus qui n'apparaît qu'à la fin de celui des écailles d'*Amia*.

Il existe en ce qui concerne les *fibres protoplasmiques de la dentine* une réduction du même ordre que celle que nous avons trouvée pour les cellules osseuses. La partie la plus externe des dents des sélaciens est formée d'une mince couche hyaline que WILLIAMSON avait désignée aussi sous le nom de *ganoïne*. LEYDIG [52], la considère comme étant simplement la partie la plus superficielle de la dentine. HERTWIG [74], pensa démontrer que c'était de l'émail. Les opinions des différents auteurs furent très partagées et le sont encore, sur la nature de cette région. Il est probable qu'il y a à la fois une partie d'origine épidermique correspondant morphologiquement à l'émail, et une autre d'origine mésodermique correspondant à la partie la plus superficielle de la dentine. Cette substance très fortement calcifiée, sans éléments protoplasmiques, étant plus épaisse que le mince dépôt homogène qui représente le premier début de la formation des organes en question, s'est par conséquent accrue aux dépens de la dentine déjà formée.

Mais c'est surtout dans les dents des *Téléostéens* que ce phénomène se manifeste bien ; la partie superficielle en est presque toujours dépourvue de tout élément vivant. La partie la plus

externe apparaît avec son aspect dès les premiers débuts du développement, elle doit être considérée comme primitive, toutes nos réserves étant faites, naturellement au sujet de l'incertitude de nos connaissances sur l'état primitif de la dentine. Ce tissu hyalin peut être désigné, comme le fait RÖSE, sous le nom de *vitrodentine* [33].

Mais à côté de ce tissu primitivement hyalin, RÖSE comprend sous la même dénomination une substance qui a la même apparence mais dont la signification est autre. Au-dessous de cette couche, chez un grand nombre de Poissons, les extrémités très fines des filaments protoplasmiques de la dentine finissent par disparaître devant une calcification plus avancée, déposant ainsi en continuité avec la vitrodentine un tissu de même aspect et de même composition mais dont la signification est différente. C'est ce que l'on peut voir par exemple dans les dents d'*Amia* et chez beaucoup d'autres Poissons. Enfin par une sorte d'accélération dans l'établissement de ce phénomène, et aussi par sa généralisation, certaines dents ne montrent pas du tout, à aucun moment, de fibres protoplasmiques dans leur substance fondamentale. Telles sont par exemple les petites dents des jeunes Gadidés. Il est évident qu'entre ces deux sortes de vitrodentines il y a les mêmes différences qu'entre le tissu de la plaque basale des *Sélaciens* et la substance ostéoïde ; l'une est un état donné, que nous voyons comme forme très inférieure du tissu dentaire, l'autre apparaît comme le résultat d'une évolution tardive.

Aiguillon dorsal de *Chimœra monstrosa*. — La lamelle osseuse en forme de demi-cylindre qui revêt la partie antérieure de l'aiguillon dorsal, cartilagineux dans sa plus grande masse, de *Chimœra monstrosa*, représente un organe qu'il est difficile de rapporter à l'un des groupes que nous venons de passer en revue.

Cette lamelle, séparée du cartilage, d'un côté, et de l'épiderme, de l'autre, par du tissu fibreux, s'amincit sur ses bords latéraux et inférieur ; elle est en ces régions en voie d'accroissement. Nous trouvons là un mode d'apparition semblable à celui du bord inférieur de la plaque masticatrice. Les cellules, abondantes des deux côtés sont séparées d'abord seulement par quelques faisceaux fibreux que l'on voit en section transversale et dans les interstices desquels passent des filaments protoplasmiques qui réunissent

entre elles les cellules des deux rangées opposées. A mesure que l'organe avance en âge le rôle des deux couches ne se différencie pas comme dans les mâchoires ; on ne voit pas l'une d'elles devenir prépondérante. Quelques cellules, anastomosées par leurs prolongements avec les fibres précédentes, sont renfermées à l'intérieur de la substance fondamentale. Ces cellules sont rares et sans rapport les unes avec les autres. Dans les parties âgées et épaisses de la lamelle osseuse, on trouve encore des fibres cellulaires sur les deux surfaces ; mais la plus grande partie du réseau interfasciculaire, est formée d'une substance brillante, qui semble avoir pris la place du réseau des prolongements des cellules superficielles et internes, mais qui n'est certainement pas du protoplasma ordinaire ; ce réseau se colore vivement par l'éosine, l'acide picrique, la thyonine, l'hématoxyline ; il résiste à l'action de l'acide acétique et de la potasse à 40 %. Ces particularités concordent assez bien avec celles de la substance élastique. Nous pensons que c'est une *modification du protoplasma, une sorte de dessèchement*, qui marque la trace de la matière vivante dans la lamelle osseuse.

On voit que ce tissu rappelle par certains points la dentine, par d'autres le tissu osseux, et enfin par l'atrophie ou la dégénérescence du protoplasma la substance ostéoïde. La question est de savoir si nous devons en faire une sorte d'intermédiaire entre ces trois tissus calcifiés. Nous avons expliqué qu'il ne faut pas considérer *à priori* les tissus de la Chimère comme forcément empreints d'un caractère archaïque, et, pour attribuer à cette plaque osseuse des relations aussi généralisées, il serait nécessaire de la considérer comme essentiellement primitive. Nous avons indiqué, pour nos différents tissus squelettiques, en nous basant sur des considérations plus solides, la situation qu'ils occupent par rapport aux autres, et quoique nous ayons conservé de l'incertitude sur bien des points, nous ne pensons pas devoir nous permettre une hypothèse qui satisferait peut-être mieux l'imagination mais serait trop légèrement élayée. Il n'en reste pas moins que nous avons ici *une combinaison remarquable de différents éléments*. La présence simultanée de fibres protoplasmiques et de cellules dans les parties jeunes ne semble pas offrir le caractère d'acquisition secondaire qu'elle a chez les Ganoides. Quant à la disparition des éléments protoplasmiques, elle est bien manifestement ici une modification secondaire, à l'apparition de laquelle nous assistons et dont le

réseau particulier qui persiste nous montre les restes. C'est encore un exemple, distinct et indépendant des autres, de cette tendance si générale des tissus osseux des Poissons à exclure les éléments cellulaires de leur substance fondamentale.

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES SORTES DE TISSUS CALCIFIÉS.

Si nous recherchons maintenant la répartition des tissus que nous avons caractérisés par leur contenu cellulaire, à la fois dans la série des Vertébrés inférieurs et dans les différentes parties de leur organisme, nous nous trouverons en présence d'une grande diversité. Nous apercevrons immédiatement qu'il n'y a pas de différence essentielle entre les régions interne et externe du squelette. Un seul des tissus que nous avons étudiés est irréductible et se trouve limité à la partie la plus externe de l'exosquelette, la dentine. Encore celle-ci se trouve-t-elle comme élément constituant des travées plus profondes des dents ou des pièces masticatrices : *Lamna*, *Chimæra*. Comme chez beaucoup d'autres Poissons, ces travées intrapulpaires sont formées de simple substance ostéoïde ou osseuse ; comme elles se relient aux os de la mâchoire, la localisation n'est pas aussi absolue qu'elle pouvait nous sembler au premier abord. Quant au tissu des écailles ou des grandes plaques osseuses dermiques, il n'est jamais essentiellement différent de celui que l'on trouve dans les parties les plus internes. Cela ne veut pas dire que tous les tissus internes et externes soient identiques dans le squelette d'un même Poisson, mais qu'il n'y a pas d'opposition fondamentale. C'est ainsi que le tissu fibreux sclérosé, sans cellules, de la couche inférieure des écailles des *Téléostéens*, diffère, chez un *Cyprin*, du tissu du double cône vertébral qui renferme des cellules. La structure des deux parties concorde au contraire chez la plupart des *Téléostéens* où ce double cône est formé de substance ostéoïde. Chez les Poissons où l'on trouve des fibres protoplasmiques ailleurs que dans les dents, elles existent aussi bien dans les plaques dermiques que dans les vertèbres. Chez les Poissons recouverts d'une carapace dermique, celle-ci renfermera des cellules s'il y en a dans le squelette interne : *Siluridés* ; si le squelette interne est formé de substance ostéoïde, il en sera de même pour les plaques cutanées : *Peristethus*, *Lophobranches*.

Il n'y a donc, au point de vue histologique, aucune différence à faire dans la constitution de ces différentes parties.

DÉVELOPPEMENT DES TISSUS SQUELETTIQUES.

Pour compléter nos connaissances sur les tissus de substance dure, nous devons encore étudier leur mode de développement. Les phénomènes sont différents suivant les cas, et tous les histologistes savent que le tissu osseux peut se développer aux dépens du cartilage ou dans une matrice purement fibreuse. Nous aurons, dans notre exposition, à passer en revue chacun de ces genres d'ossification. Nous devrons ensuite en considérer un troisième, plus rare, qui participe à la fois des deux autres.

OSSIFICATION DANS LE TISSU FIBREUX.

Les anciens anatomistes, qui étudiaient surtout les Vertébrés supérieurs, ne connaissaient guère que l'ossification cartilagineuse. Déjà pourtant en 1753 NESBITT avait fait remarquer que l'ancienne opinion que tous les os étaient d'abord cartilagineux était erronée et que la plupart des os du crâne se forment sans participation du cartilage. DUHAMEL reconnut aussi que l'ossification périostique est indépendante du cartilage. Mais ces remarques restèrent dans l'ombre jusqu'aux travaux de J. MÜLLER [38], de SHARPEY [67], de BRUCH [43]: ceux-ci montrèrent qu'il se forme des pièces du squelette par ossification du tissu fibreux. J. MÜLLER reconnut comme os fibreux la gaine de la corde de *Chimæra*. KÖLLIKER se rangea également à cet avis, et on divisa les os en primaires et secondaires, suivant qu'ils sont ou non formés aux dépens du cartilage. Les travaux de H. MÜLLER [58], puis ceux d'OLLIER [63, 67], MAÏER [55], GEGENBAUR [67^{bis}] vinrent confirmer le rôle ostéoformateur du périoste. Mais les théories métaplastiques et néoplastiques se partagèrent les opinions des histologistes. C'est ainsi que LIEBERKÜHN [63] considère l'ossification des tendons comme une transformation directe et progressive en véritable substance osseuse. HENLE [41] admit que de l'os vrai se formait dans les tendons ossifiés. Pour J. MÜLLER, l'os conjonctif n'était remplacé par de l'os vrai qu'après sa destruction. LANDOIS [65] soutint aussi cette opinion. RENAUT, RANVIER montrèrent que l'on

peut distinguer une calcification qui saisit le tendon au moment de son état chondroïde, donnant ce que RENAUT appelle le tissu fibreux ossiforme, et l'ossification du tendon avec sa structure normale. Il se forme aussi une vascularisation dont les canaux sont entourés de tissu osseux fibreux à texture plus fine et à disposition quelque peu concentrique des éléments, correspondant à des formations de Havers. VON EBNER s'occupa de la question : pour lui, le tendon ossifié des Oiseaux se compose en partie du tissu fibreux habituel de ces animaux, en partie d'un tissu spécial que l'on peut bien considérer comme du tissu osseux tendineux. Les deux formes peuvent passer de l'une à l'autre, non d'un façon génétique, mais comme ayant une même origine conjonctive. KASSOWITZ [81] a une opinion semblable, en disant que le tendon qui s'ossifie est autre chose que le tendon ordinaire.

Tous les histologistes savent aujourd'hui que nombre d'os ont une origine exclusivement fibreuse et que même ceux qui sont précédés par un modèle cartilagineux s'accroissent aux dépens du périoste et doivent, en somme, à cette ossification fibreuse, la plus grande partie de leur masse. L'ossification du périoste se fait par une transformation directe des éléments qui le constituent sous l'influence des ostéoblastes. Pour les os du crâne, dans les stades tardifs de la croissance, il en est de même ; au début on a une formation ostéogène constituée d'une série de couches lamelleuses recouvertes de cellules à aspect endothélial. Plus tard, au moment de la vascularisation, la partie moyenne de ce système lamellaire forme une lame homogène, cassante, que les vaisseaux réduisent à l'état de dentelle, et le long des travées ainsi formées se déposent des ostéoblastes ; la même marche se reproduit ensuite au-dessus et au-dessous, et ainsi de suite.

Pour nous résumer, les auteurs admettent que le tissu fibreux s'ossifie par transformation directe de ses parties en les parties correspondantes du tissu osseux. Mais cette première formation est ensuite envahie par les vaisseaux qui remplacent ce tissu osseux grossier par des systèmes de Havers à structure beaucoup plus fine.

D'autre part, l'ossification de certains os, notamment de la majeure partie du maxillaire inférieur, se fait sous forme d'un vaste réseau de travées qui semble correspondre au besoin de donner rapidement, à une pièce qui a la signification d'un os plat de

recouvrement, une épaisseur et une résistance suffisantes. Au début, ces travées se forment par une ossification incomplète, les corpuscules osseux sont plus grands, moins caractéristiques que plus tard ; d'autre part, l'extrémité des travées se résout en fibrilles dont la constitution osseuse ne disparaît que progressivement. Plus tard elles sont recouvertes d'une couche serrée d'ostéoblastes, sous l'influence desquels a lieu leur accroissement en épaisseur.

En ce qui concerne les poissons, d'après SCHMIDT-MONNARD [83], à côté des os qui se développent sous l'action du périchondre, il y en a qui se forment tout près de lui mais au dessus, tel est par exemple le *squamosum* de *Salmo salar* ; enfin il y en a qui apparaissent loin du cartilage, comme le supra-scapulaire du Brochet. Dans l'ossification périostique, le premier tissu osseux se montre comme une lamelle mince à la surface du cartilage. Généralement cette lamelle est recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes ; dans d'autres cas, la lamelle osseuse passe insensiblement au tissu fibreux qui semble ainsi s'ossifier directement : c'est ce que l'on peut voir dans l'*occipital basilaire* de *Salmo salar*, dans certaines parties du *squamosum* du Brochet. Dans l'os *supra-scapulaire* du Brochet, la partie centrale serait formée d'un tissu fibreux à faisceaux entrecroisés et renfermant des cellules ; cette région ne serait pas calcifiée, et la périphérie s'ossifierait comme l'os périostique de cet animal. Les fibres de Sharpey, venant de la superficie en direction radiaire arrivent dans le « *Wurzelstock* » médian qu'elles constituent par leur feutrage. Pour la colonne vertébrale des *Téléostéens*, je rappellerai que VON BAER, AUG. MÜLLER [63], attribuaient pour origine aux corps vertébraux les bases élargies des arcs ; CARTIER [75], GÖTTE [81], y voyaient une ossification de la gaine externe de la corde ; GRASSI [81, 82], confirmant les données de J. MÜLLER [34], GEGENBAUR [62] et LOTZ [64], montre que les doubles cônes vertébraux sont formés par l'ossification du tissu fibreux qui entoure la gaine élastique externe. Le premier dépôt osseux, contre la corde, a lieu sous forme d'une mince lamelle amorphe. Les arêtes (*coste superiori*) se développent comme une substance ostéoïde amorphe dans les ligaments intermusculaires dorsaux.

La *formation des doubles cônes vertébraux* est un phénomène d'ossification d'une généralité si grande que nous croyons pouvoir

rappeler ici son mode d'ossification comme *type d'ossification fibreuse*. On sait que dans les débuts du développement, autour de la gaine élastique de la corde, existe une couche de cellules embryonnaires qui se continue en crêtes neurales et hémales, correspondant aux futurs arcs de même nom; cette couche de cellules est la gaine cellulaire externe des auteurs. Nous avons pu, sur de jeunes *Salmo*, *Lepadogaster*, *Serranus*, etc., voir, comme l'indiquait GRASSI, la mince couche osseuse hyaline qui représente les débuts des corps vertébraux. Dans la colonne vertébrale de l'adulte les vertèbres sont articulées les unes aux autres au moyen de ligaments fibreux qui s'étendent d'un double cône à l'autre.

La partie interne du ligament est formée d'une substance homogène, sans cellules, finement fibrillaire parfois (fig. 4). Cette partie, au cours du développement, est enfermée dans le double cône et s'ossifie en devenant de la substance ostéoïde [98]. Il faut du reste remarquer que pour suivre l'accroissement de la colonne vertébrale, cette région homogène doit pouvoir s'allonger, sans que nous puissions nous rendre bien compte de la façon dont s'accomplit le phénomène. Il est en tous cas facile de comprendre comment se fait l'accroissement en épaisseur, car de très nombreuses cellules sont pressées à sa surface, *jouant évidemment un rôle formateur*.

Les faisceaux fibrillaires du ligament pénètrent *in toto* dans le double cône, sous lequel on peut suivre leur trajet (Pl. iv, fig. 3 et 4, *fidc*); elles forment une grande partie de ce double cône. Nous avons vu qu'il y a également dans ce dernier des faisceaux circulaires, perpendiculaires aux précédents; nous n'avons pas pu nous rendre compte s'il existait de pareils faisceaux circulaires dans le ligament; nous ne pouvons pas dire, par conséquent, s'ils sont une néoformation au niveau du point de développement du corps vertébral ou si, au contraire, les parties circulaires aussi bien que les parties longitudinales, représentent la continuation complète des éléments du double cône.

Les cellules du ligament intervertébral sont très allongées, comme dans un organe fibreux ordinaire; contre le double cône, elles sont très abondantes; elles sont en outre devenues beaucoup plus volumineuses; elles ne sont pas comprimées entre les faisceaux; ceux-ci, au contraire, s'écartent un peu, et l'on voit parfois deux cellules dans un intervalle (fig. 4). Ces cellules ne sont pas aplaties contre le double cône, comme le sont généralement les ostéoblastes

sur une surface d'ossification; il y a même parfois comme une sorte de prolongement du protoplasma entre deux faisceaux. D'ailleurs ces cellules sont des cellules du ligament modifiées dans leur fonction, et elles sont en relation anastomotique avec leurs congénères. L'ossification n'acquiert pas tout de suite toute sa perfection; les parties formées en dernier lieu sont colorées plus faiblement que le reste par l'hématoxyline (Pl. iv, fig. 4, *dcr*). Lorsque le double cône est constitué d'os vrai, quelques uns des ostéoblastes sont enfermés dans la substance du corps vertébral, et deviennent, en s'étalant et s'allongeant en direction circulaire, des cellules osseuses. Dans les cas où le squelette est formé de tissu ostéoïde, aucune cellule n'est englobée dans le processus ossificateur.

Beaucoup d'*os du crâne* de diverses espèces de Poissons, les plaques osseuses dermiques d'un certain nombre, tels que *Peristethus*, etc., s'ossifient d'une façon semblable; les différentes pièces osseuses sont articulées par des faisceaux fibrillaires qui passent entièrement de l'une à l'autre. Au point de pénétration de ces faisceaux dans la substance osseuse, les cellules sont plus grosses et plus abondantes. Les fibres du ligament interosseux passent entièrement dans la substance fondamentale qu'elles constituent, et les cellules transformées en ostéoblastes, président à l'ossification. Dans ce cas, comme aussi dans le précédent, on est frappé *du peu d'importance des vaisseaux sanguins*; évidemment on en rencontre quelques-uns, mais pas davantage que dans beaucoup de régions fibreuses, et infiniment moins que dans l'ossification des Mammifères. Ces os s'accroissent également en épaisseur, mais très peu; aussi ne voit-on pas leur surface recouverte d'une abondante couche d'ostéoblastes, comme il en serait si l'activité était aussi grande que pour l'accroissement en étendue. On voit un certain nombre de cellules réparties sur les surfaces; elles sont peu volumineuses, éloignées les unes des autres; les faisceaux du tissu conjonctif voisin viennent s'insérer entre ces cellules et pénètrent dans la substance osseuse.

Les *plaques basales* des écailles placoides des *Sélaciens* se développent de la même façon. Dans les *écailles ganoïdes*, il y a un recouvrement réciproque de ces organes, en tuile de toit; le ligament fibreux intermédiaire n'aboutit pas complètement à faire pénétrer les fibres du bord antérieur de l'une au bord postérieur de la précédente; généralement elles s'insèrent un peu en dessous.

Chez les *Téléostéens*, les *Dipnoïques*, où le recouvrement est encore plus accusé, on ne suit pas bien le trajet des fibres d'une écaille à l'autre. L'extrémité antérieure est revêtue d'une couche d'ostéoblastes qui assurent l'allongement de l'organe. Les écailles sont plongées dans un tissu conjonctif lâche, les *poches des écailles*. Comme l'indique KLAATSCH, il est probable que les faisceaux fibreux qui contribuent à l'accroissement en épaisseur de la couche inférieure de ces écailles sont les produits de l'activité des ostéoblastes, tout aussi bien que la calcification de ces faisceaux.

Les différentes sortes d'*apophyses vertébrales* se présentent souvent sous forme d'aiguilles purement osseuses, sans préformation cartilagineuse; elles se développent beaucoup plus vite en longueur qu'en épaisseur; la pointe en est recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes dont on voit souvent nettement les rapports avec les cellules du tissu fibreux environnant. Les faisceaux conjonctifs passent entre ces cellules et pénètrent dans la substance de l'aiguille osseuse. Plus loin de la pointe, les cellules formatrices sont moins épaisses, ne forment pas un revêtement aussi serré; elles sont allongées parallèlement à l'axe de l'organe en voie de développement.

Dans la constitution des pièces du squelette d'un grand nombre de Poissons, rentrent des *travées osseuses* qui s'accroissent uniquement en longueur, acquièrent du premier coup leur épaisseur définitive, et par conséquent perdent toute activité de développement dans ce sens. Nous reviendrons plus loin sur la signification du phénomène, mais nous pouvons étudier ses détails intimes. Les cellules forment une calotte serrée sur l'extrémité en voie de développement (Pl. IV, fig. 3); la disposition est la même qu'à la pointe d'accroissement d'une des apophyses vertébrales; mais les cellules qui ont déjà servi et qui sont passées sur les côtés de la travée deviennent tout à fait inactives. Elles forment à la surface de toutes les travées un réseau de protoplasma très délicat, très mince, ne présentant une certaine épaisseur qu'au niveau des noyaux, c'est là l'apparence d'un endothélium, où plutôt d'un *pseudo-endothélium*, pour employer une expression de RENAULT. Nous avons déjà décrit ces cellules sous le nom de *cellules propres de la substance ostéoïde* (Pl. 4 f. 5 et 6); elles revêtent la substance ostéoïde aussi bien que le tissu osseux véritable; elles recouvrent même la surface interne de la dentine, quand celle-ci a cessé de s'accroître en

épaisseur, par exemple dans les boucles de *Raja clavata*. Ces cellules plates ont la signification de reliquats, et il est évident que leur influence nutritive sur les travées osseuses doit être très faible ; mais elles peuvent nous servir de criterium pour marquer ce qui est réellement la surface d'une travée osseuse, et nous reconnaitrons l'utilité de cette remarque quand nous examinerons les os des Plectognathes.

Dans les *nageoires* des *Téléostéens*, le premier élément squelettique consiste en l'apparition des *rayons cornés* comme l'ont décrit HERTWIG [79, 82], HARRISSON [95]. Ces rayons cornés sont très développés dans les nageoires des *Sélaciens*, des *Dipnoïques*, des *Holocéphales*, et dans la nageoire adipeuse des *Salmonidés* et des *Siluridés*, ainsi que l'a montré LA VALETTE ST-GEORGE [80] ; ils sont formés d'une substance particulière que KRUKENBERG rapporte à l'élastoïdine de FREMY. Ces rayons cornés sont recouverts de cellules, agents de leur développement. Chez *Protopterus*, il semble que leur partie interne change de constitution et devienne de l'os. Chez les *Téléostéens*, ils sont noyés dans le développement de substance osseuse véritable qui est due encore à l'activité des ostéoblastes. Dans les rayons mous de ces Poissons, le rayon est formé d'un grand nombre de petits articles qui sont réunis par des faisceaux conjonctifs. VAILLANT (1) a montré que, chez les Cyprinidés, les aiguillons osseux sont formés par la soudure ultérieure de semblables petits rayons.

Depuis WALDEYER [65], tout le monde admet que *la première couche de l'ivoire des dents* est déposée, contre la membrane basale ectodermique du germe, sous forme d'une fine lamelle plus épaisse au sommet, homogène, par une couche de cellules hautes, serrées les unes contre les autres et que cet auteur a désignées sous le nom d'odontoblastes. Les travaux de HERTWIG [74] montrèrent qu'il en est de même pour *les écailles placôïdes des Sélaciens*. Les études de cet auteur furent complétées par celles de KLAATSCH [90]. La partie basale du germe de l'écaille déborde la périphérie de la papille et, entre les cellules situées à ce niveau, se montre une claire substance fondamentale ossifiée, en continuité avec la dentine. C'est la plaque basale. De même qu'il n'y a pas de passage brusque entre le tissu de celle-ci et celui de l'aiguillon, de même il n'y a aucune

(1) Sur la structure histologique des rayons osseux chez la Carpe, *C. R. des sessions du 3^{me} Congrès international de Zoologie à Leyde*, 1895.

différence entre les cellules formatrices et leur signification est identique; elles représentent un seul et même système. Et pour bien spécifier l'analogie complète qu'il y a entre les cellules génératrices de la dentine et celles des tissus osseux, KLAATSCH propose de les réunir dans une même dénomination, les *scélérobastes*. Nous n'avons pas porté nos observations sur ce sujet qui nous semble être suffisamment élucidé; nous pouvons ajouter que pour les organes placoides volumineux et à structure fibreuse très manifeste, tels que sont les boucles de *Raja clavata*, on voit des faisceaux fibrillaires pénétrer de la pulpe dans la substance fondamentale, complétant encore l'analogie avec les tissus osseux.

Ayant étudié le mode de développement des écailles ganoïdes et cycloïdes ou cténoïdes tel qu'il est pendant la plus grande partie de leur évolution, nous devons dire qu'elles apparaissent entre deux couches de cellules mésodermiques, de scélérobastes, comme une mince lame homogène, exactement comme le début de la plaque basale des Sélaciens; mais ici cette couche osseuse est indépendante et n'est pas en relation, au moins primitivement, avec les écailles placoides que l'on rencontre à la surface des écailles ganoïdes jeunes.

Dans toutes les variétés de substance dure dont nous venons d'étudier le développement, et en quantité variable suivant les Poissons considérés, un certain nombre de fibres restent non calcifiées. Souvent ces fibres ne semblent pas avoir une disposition bien déterminée par rapport aux autres; mais dans d'autres cas ce sont des fibres qui ont une direction différente de la majorité des autres; c'est ainsi que, dans les apophyses vertébrales des aiguillons des nageoires de nombreux Acanthoptérygiens, ce sont des fibres qui pénètrent en direction radiaire vers le centre de l'organe. C'est ce qui donne lieu à la fausse apparence de dentine, dont nous avons parlé.

Ainsi que nous l'avons dit à propos de la formation des doubles cônes, la ligne des ostéoblastes est séparée de la région entièrement ossifiée par une certaine distance. C'est là une règle générale qui se rencontre aussi chez les Vertébrés supérieurs, dans les dents comme dans les autres régions du squelette. Mais il y a une grande variété dans l'importance de cette zone non calcifiée. Dans les animaux âgés, qui se développent lentement, l'os est calcifié immédiatement au-dessous des ostéoblastes; au contraire, dans les points

d'accroissement rapide, la couche en question est relativement épaisse. Il y a des espèces où ce caractère des régions d'ossification est très accusé ; dans la plaque masticatrice de *Chimæra monstrosa*, le bord d'accroissement est sur une certaine hauteur entièrement formé de cette substance *préosseuse* et la surface interne des parois, de même que la surface de toutes les travées qui parcourent l'intérieur de l'organe, montrent une assez grande épaisseur de tissu non calcifié. Comme le tissu médullaire est un tissu conjonctif adulte, il est facile de voir la continuité de ses faisceaux avec ceux de cette substance, qui se montre, elle aussi, grossièrement fibreuse.

Chez *Lophius piscatorius* certaines travées osseuses nous ont montré un état un peu particulier ; la travée en voie d'accroissement est recouverte à son extrémité et sur une certaine longueur d'une couche serrée de beaux ostéoblastes ; au-dessus de ces ostéoblastes est une zone claire, se colorant très faiblement, qui ne renferme pas de cellules ; plus haut viennent des faisceaux conjonctifs très abondants, qui se dirigent vers la travée, séparés par des cellules allongées ; la distance entre les dernières de ces cellules, et les ostéoblastes est environ deux fois la hauteur de ceux-ci. Les faisceaux fibrillaires semblent se gonfler et perdre leur individualité pour constituer cette zone ; la substance de la travée est aussi finement fibrillaire.

Malgré les quelques différences que nous avons signalées, tous les organes que nous venons d'étudier peuvent être ramenés à un même type d'ossification. La *corne frontale* de *Chimæra monstrosa* est un peu différente. Elle est constituée à sa périphérie par un tissu fibreux ossifié à structure irrégulière, à fibres entrecroisées dans tous les sens. Entre ces faisceaux se trouvent des cellules anastomosées par leurs prolongements, à pourtour bien net, qui donnent bien l'impression de cellules osseuses. (Pl. VI, fig. 3). Mais à sa périphérie cette lame osseuse se perd progressivement dans le tissu fibreux non calcifié environnant. Il y a aussi des espaces non calcifiés, traversés par des vaisseaux, que l'on pourrait comparer à des cavités médullaires ; la limite entre ces espaces et le tissu ossifié manque également de netteté ; de même qu'il y a un passage progressif entre les deux substances fondamentales, il y a une relation de continuité entre les cellules. Il n'y a pas une ligne nette de cellules à activité exagérée comme il en est pour la ligne des

ostéoblastes, qui semblent établir une barrière entre les cellules osseuses et les cellules ordinaires du tissu conjonctif.

Nous voyons donc que les ostéoblastes n'ont peut-être pas dans la formation osseuse le rôle exclusif qu'on leur attribue souvent. Nous voyons des cas, où l'ossification peut se faire sans leur concours. En effet, la calcification n'a pas lieu sous leur influence immédiate, puisqu'ils sont souvent séparés par une petite distance de la zone complètement ossifiée; la formation des faisceaux peut se faire en dehors d'eux, comme c'est le cas dans le double cône. Il est probable qu'ils ont pour but de parfaire l'élaboration de la substance fondamentale, de la modeler et de la rendre plus compacte. C'est pour cela qu'ils sont nombreux et volumineux. Quant aux modifications chimiques apportées à la substance conjonctive, qui semblent permettre le dépôt des sels calcaires par la seule action du temps, elles paraissent être le résultat de l'action des ostéoblastes non par la qualité même de ces cellules, mais par leur activité.

De tout ce que nous venons de voir, il ressort nettement que *les ostéoblastes ne sont que des cellules du tissu conjonctif modifiées légèrement dans un but déterminé et revenues à un état jeune et très actif*. Au cours du développement, quand l'os s'accroît dans une direction déterminée, les ostéoblastes après avoir joué leur rôle passent sur les côtés de la travée; si cette dernière s'épaissit encore un peu, les ostéoblastes continuent à remplir leurs fonctions, mais ils sont alors plus rares, plus petits, diffèrent moins des cellules conjonctives ordinaires; si l'os cesse de croître tout à fait, ils deviennent les cellules plates, qui sont alors identiques à beaucoup de cellules conjonctives. D'autre part, en avant de la pointe d'accroissement, et à mesure que celle-ci s'avance sous le tissu conjonctif, les cellules de ce dernier prennent tour à tour la fonction ostéoblastique, se transformant en grosses cellules polyédriques à protoplasma très vivant.

Tous les faits que nous venons d'exposer ne sont pas nouveaux, et les auteurs qui ont étudié l'ossification fibreuse ont nettement vu cela, mais nous y insistons à cause des opinions soutenues par KLAATSCH. Après que cet auteur avait nettement montré l'homologie absolue des ostéoblastes et des odontoblastes et avait introduit avec beaucoup de raison la dénomination commune de scléroblastes, après avoir décrit l'anastomose de ces cellules avec celles du tissu

conjonctif et indiqué que ces dernières pouvaient probablement se transformer en les premières [90], il fit une série de travaux *pour essayer de prouver l'origine ectodermique des scléroblastes* [94-95]; les os aussi bien que les écailles placôides auraient la signification de formations épidermiques. HARRISSON [95], KEIBEL [95], RÖSE [94], RABL [95] s'élevèrent contre cette manière de voir, toutes les figures de KLAATSCH pouvant être interprétées par des défauts de préparation, si faciles dans des organes dont les diverses parties présentent des différences de dureté si considérables. Nous n'avons pas recommencé les recherches de KLAATSCH, qui du reste ne nous donne pas ses méthodes de travail, ce qui en rendrait le contrôle difficile. Mais on ne peut que reconnaître la difficulté d'interprétation, dans de pareilles images, et la prudence qu'il faut apporter à ce genre de recherches. Mais même si, dans certains cas, on pouvait, sur le rebord du germe des écailles, reconnaître une migration des cellules de l'ectoderme pour prendre part à la formation de la papille, on ne saurait nier la transformation en scléroblastes des cellules conjonctives. Les observations de KLAATSCH auraient alors *une portée générale, relative à l'origine du mésoderme*, dont certains noyaux se produiraient ainsi isolément aux dépens de l'épiderme, mais *elles ne sauraient infirmer l'opinion générale que les tissus squelettiques sont des tissus conjonctifs*, aussi bien par leurs cellules que par leur substance fondamentale, modifiés dans le but de former des pièces solides, compactes et calcifiées.

ACCROISSEMENT DES PIÈCES DU SQUELETTE.

Le développement tel que nous venons de le décrire continue sans se modifier dans les formations osseuses assez simples, chez les animaux de petite taille ou jeunes. Chez les animaux plus âgés, les phénomènes restent les mêmes dans leur essence, mais on comprend qu'ils soient obligés de se compliquer afin d'assurer la nutrition des organes qu'ils forment. De volumineuses masses osseuses ne pourraient pas s'édifier sans être parcourues par des voies nourricières vascularisées. Aussi, même dans les formations osseuses les plus rudimentaires, voyons-nous se constituer des voies médullaires.

C'est ainsi que dans la corne frontale de la *Chimère* nous avons rencontré de pareils espaces non calcifiés contenant un vaisseau

(Pl. iv, fig. 7). Dans la lame osseuse de l'aiguillon dorsal ; il se forme aussi de pareils canaux médullaires ; ces canaux se font par une simple inégalité dans l'accroissement de la surface postérieure de la lamelle et de la partie antérieure de sa crête. Par cette irrégularité de l'ossification on voit se produire des dépressions ; celles-ci s'approfondissent ; puis les bords manifestent une nouvelle activité, se rejoignent, et ainsi se trouve renfermée dans l'os une certaine quantité de tissu conjonctif vascularisé (Pl. iv, fig. 7, cm^1 , cm^2 , cm^3).

Chez *Acipenser* on observe une constitution semblable ; c'est ainsi qu'à la partie antérieure du cartilage operculaire, on observe une lame osseuse qui s'accroît en poussant des digitations très allongées, entre lesquelles pénètre le tissu périostique. Quelques-unes de ces longues dépressions se ferment en canaux (Pl. iv, fig. 8). Les os de la carapace de ce même Poisson sont aussi parcourus par une série de canaux dont on peut suivre l'origine analogue.

Chez *Protopterus* on ne voit pas de canaux bien étroits, mais des cavités assez larges, et l'on peut constater que leur formation est due à une irrégularité dans le développement. Dans les écailles des *Ganoïdes osseux*, dans un grand nombre d'os de la tête de ces animaux, on voit également des canaux ainsi constitués. A propos de ceux que l'on trouve dans les écailles, HERTWIG fait remarquer que l'on ne peut pas, ainsi que l'avaient fait les auteurs qui le précédaient, leur donner le nom de canaux de HAVERS, car ils ne sont pas entourés d'un système de lamelles particulier et on n'observe pas autour d'eux un arrangement concentrique des éléments de l'os ; ce sont simplement des voies nourricières.

Ce genre de vascularisations n'est pas limité aux Poissons ; il suffit de faire une coupe d'un os de *Bufo vulgaris*, pour voir que l'os diaphysaire et percé d'une multitude de semblables canaux médullaires, *qui pour la plupart ne sont pas les canaux de Havers*, car ce n'est qu'exceptionnellement que l'on en trouve quelqu'un entouré d'un système propre de lamelles. Ils sont homologues du canal nourricier d'un os long de Mammifère, et établissent des communications entre la moelle et l'extérieur. Ces canaux se trouvent même chez des Mammifères : SHAFFER a décrit la structure des côtes d'*Haliterium*, qui sont extrêmement compactes, marmoréennes ; il y a un réseau serré de canaux vasculaires parallèles dans leur ensemble à l'axe de l'os, *il n'y a pas de systèmes de*

Havers, *ni de lignes de ciment*, ni de fibres de Sharpey. L'auteur compare ces canaux à ceux de Volkman. Comme nous ne pouvons assister chez ce Mammifère à leur mode de développement, nous ne pouvons nous prononcer ; mais dans les cas que nous avons examinés chez les Poissons, nous ne pouvons admettre ce rapprochement. KÖLLIKER décrit comme canaux de VOLKMAN des cavités qui se forment par l'activité destructrice des rameaux médullaires, qui pénètrent dans la substance fondamentale en la détruisant, en s'y creusant pour ainsi dire des galeries. Ce n'est pas le cas de la vascularisation plus passive que nous avons montrée.

L'édification de substance osseuse, quoique ralentie au niveau de l'invagination de ces espaces vasculaires, ne cesse pourtant pas toujours complètement ; on observe alors un arrangement concentrique de la substance fondamentale et même parfois des cellules, autour de ces canaux. Mais outre que cette disposition est assez limitée, elle est rendue nettement distincte d'une formation haver-sienne, par la continuité complète entre la substance qui entoure directement le canal et celle qui forme la grande masse de l'os ; il n'y a pas de limite nette, bien tranchée, de « *Kittlinie* » entre les deux régions. On peut observer un pareil dépôt osseux, postérieur à la fermeture du canal, dans la corne frontale de *Chimæra*, dans les canaux qui parcourent l'aiguillon antérieur des nageoires pectorales chez *Acipenser ruthenus*, dans les os du squelette céphalique des *Ganoïdes osseux*.

CH. TONES a décrit chez les *Gadidés* une disposition spéciale du tissu des dents, auquel il a donné le nom de *vasodentine* [78]. RÖSE l'a retrouvée dans les dents de *Empo* et *Brachyrhynchodus*, de la craie de l'Amérique du Nord [95]. Chez ces animaux il n'y a pas de canalicules de l'ivoire ; le revêtement externe est constitué par de la *vitrodentine* ; mais la masse principale est traversée par un riche réseau de capillaires qui, de la pulpe, rayonnent dans la substance calcifiée à travers la couche des odontoblastes. La tunique intime de ces capillaires est directement recouverte par de la dentine ; ils ne sont pas revêtus par des restes de tissu pulpaire, mais remplissent exactement leur cavité, et la dentine, dans le voisinage du canal, possède les qualités physicochimiques de la gaine de Neuman. Ces capillaires présentent souvent des pointes, surtout parallèles à la surface de la dentine et qui s'insinuent entre les

couches fibreuses qui la constituent ; ces pointes ressemblent aux pointes d'accroissement des vaisseaux, mais on n'y voit pas de noyaux, de sorte que nous ne pensons pas que l'on puisse leur attribuer une bien grande activité, et que l'on puisse admettre pour ces capillaires une pénétration par bourgeonnement dans la substance fondamentale, à la forme de canaux de Volkmann. Nous pensons plutôt, comme Rôse, que ces capillaires dont la disposition dans son ensemble est en forme d'anses, et qui présentent dans la dentine le même aspect que ceux de la pulpe, sont enfermés par le processus de développement ; mais par une particularité propre à ces Poissons, les capillaires sont englobés seuls, sans substance conjonctive. Chez *Amia*, nous avons vu aussi une anse capillaire renfermée dans la substance dentaire, sans qu'il parut y avoir un revêtement de pulpe. Il faut donc probablement homologuer ce tissu au tissu osseux plissé comme nous l'avons décrit, en faisant cette restriction que les plis sont si étroits qu'il n'y a place à leur intérieur que pour un seul capillaire.

Il n'y a pas alors lieu d'établir une différence si tranchée entre cette vasodentine et le tissu qui forme la base des dents de *Lepidosteus* ; chez ce Poisson, la dentine simple au sommet, présente plus bas des plissements et enfin à la base on a un tissu compacte parcouru par des canaux vasculaires entourés d'une pulpe d'où, au dire des auteurs, rayonnent des canalicules dentaires, ce que nous n'avons pas pu constater chez *L. osseus*.

Chez les Vertébrés supérieurs, le tissu osseux déjà achevé subit une série continuelle de remaniements, par destruction de la substance ancienne et réédification de nouvel os. Cet os secondaire constitue des systèmes de Havers. Ceux-ci sont caractérisés par une limite nette qui les sépare bien du reste de l'os, et par une disposition concentrique de tous leurs éléments. Ils doivent en outre, à la constitution fine de leur substance fondamentale, de trancher par leur aspect sur le fond plus grossièrement fibreux.

Ce remaniement osseux, qui amène la formation de cavités de Havers, se retrouve de très bonne heure chez les Poissons. Nous ne l'avons pas rencontré chez *Protopterus* ni *Acipenser*, mais les formations haversiennes sont peut-être plus abondantes chez les *Ganoïdes osseux*, que chez aucune autre espèce ; on les rencontre dans tous les os un peu volumineux ; les os du crâne, la ceinture

scapulaire montrent ainsi des canaux de Havers typiques (Pl. iv, fig. 10). Chez le Thon, la partie interne des corps vertébraux montre en abondance des systèmes de Havers (Pl. iv, fig. 9); on peut même constater l'activité du phénomène à la présence de nombreux systèmes intermédiaires haversiens.

Mais en général les remaniements éprouvés par les os des Poissons sont beaucoup moins étendus. La plupart du temps, il est rare que ces systèmes arrivent à être en contact, à former la plus grande masse de l'os. Généralement on voit *quelques systèmes isolés au milieu de la substance fondamentale d'origine périostique*; dans les vertèbres de *Trachurus* on voit une seule rangée de canaux de Havers dans l'épaisseur du double cône; chez *Chaetodon* la rareté de ces formations est plus grande encore (Pl. iv, fig. 11). Dans les aiguillons des *Cyprinidés*, il n'y a pour ainsi dire pas de vascularisation; quand on voit un vaisseau, il est entouré d'une mince couche d'os secondaire; chez les *Acanthoptérygiens*, il y a souvent un seul canal de HAVERS central, ce qui donne à l'os l'aspect d'un os long à moelle tel que celui d'une Grenouille; quelquefois on en voit deux ou trois.

Nous voyons ainsi que les phénomènes de remaniement sont déjà très avancés chez les *Ganoïdes osseux* qui sont pourtant des animaux très anciens. S'il y avait une tendance au développement de ces néoformations, les Téléostéens auraient de très nombreux systèmes de Havers. Or nous voyons qu'il en est rien; quelques-uns en ont un certain nombre; chez beaucoup la formation est bien plus restreinte.

Déjà chez *Polypterus*, chez *Thynnus*, les formations de Havers sont localisées dans la partie des corps vertébraux la plus rapprochée de la corde. Plus loin, le double cône ne s'ossifie plus d'une façon massive, mais des traînées médullaires s'insinuent au milieu de l'os, de sorte que celui-ci se présente sous la forme d'un certain nombre de grosses travées, entre lesquelles se trouve le tissu vasculaire; chacune de ces travées s'édifie comme une portion de double cône; il n'y a pas ou peu d'épaississement ultérieur. C'est ainsi qu'une grande partie de la vertèbre se trouve vascularisée suivant le mode très simple que nous avons décrit chez l'*Esturgeon* p. exemple, alors que des parties plus anciennes se trouvent parcourues par des canaux de Havers. Le remaniement secondaire de l'os garde ainsi un caractère primitif qui cède la place à un mode plus simple de

développement, atteint du premier coup. Chez *Thynnus*, pourtant, il y a une nouvelle formation médullaire secondaire à la région moyenne ; mais cet accroissement est dû à la formation de très vastes cavités destinées à loger la moelle entièrement adipeuse, de ces animaux.

Chez un certain nombre de *Physostomes*, les os gardent un caractère assez simple ; il n'y a pas de formations secondaires, ou très peu ; l'accroissement est plutôt massif, et il y a un certain nombre de vastes cavités médullaires ; tels sont les *Cyprinidés*. Chez d'autres, comme le Brochet, la plus grande partie du corps vertébral, à l'exception des bases des arcs est formée de travées osseuses rayonnant de la périphérie de la corde, et arrivant jusqu'au périoste périvertébral, où chacune de ces travées est recouverte d'une calotte d'ostéoblastes. Dans l'aiguillon dorsal on peut observer un mélange de travées et de systèmes de Havers ; ceux-ci sont du reste en quantité restreinte, et les travées ne sont pas aussi délicates et aussi écartées que dans les autres parties. Ce mélange est rare ; d'ordinaire, la disposition trabéculaire existe seule. On peut en trouver un exemple chez *Uranoscopus*. Chez les *Gadidés* la formation trabéculaire est la règle ; on ne voit plus de systèmes de Havers : tous les os sont formés d'une série de travées osseuses qui se rejoignent, s'anastomosent, forment un réseau solide (Pl. v, fig. 1), dont les mailles renferment de la moelle à structure variable suivant les espèces de Poissons que l'on considère. Les espaces intertrabéculaires sont plus ou moins grands, parfois très vastes. Les travées présentent les caractères que nous avons indiqués, de s'accroître uniquement en longueur et de ne pas s'épaissir par la suite, mais d'être recouverte du réseau de cellules aplaties. Il y a pourtant parfois un certain épaississement, comme dans la région du double cône. En ce point on peut remarquer comment on passe d'une formation massive aux travées (Pl. v, fig. 1), le double cône est massif dans sa partie voisine de la corde : plus loin quelques traînées cellulaires se montrent au milieu de la substance osseuse. Plus en dehors encore on voit de véritables canaux médullaires qui pénètrent parallèlement à la corde, séparant de grandes masses osseuses ; enfin les cavités médullaires l'emportent en grandeur sur la masse osseuse, et la disposition trabéculaire devient telle que nous l'avons indiquée. Entre ces travées se voient de nombreuses anastomoses qui donnent à l'édifice une consistance solide.

Chez *Protopterus*, la base des dents est occupée par une masse osseuse en continuité avec la substance dentaire et dont la structure est celle d'un réseau très irrégulier, à mailles tortueuses ; les travées qui le constituent, arrivées à la surface, s'accroissent par leur extrémité libre, se dédoublent, s'anastomosent.

L'intérieur de la plaque maxillaire de *Chimæra* est aussi parcouru par des travées qui interceptent de larges mailles ; mais ces travées s'accroissent ultérieurement en épaisseur, pour former le tissu compacte que l'on trouve à l'extrémité libre de l'organe. Le tissu osseux pulpaire, disposé en forme de travées, que l'on observe dans les dents d'un certain nombre de Squalés, et qu'OWEN appelait osteo-dentine, est aussi disposé sous forme de travées minces.

Toutes ces formations trabéculaires correspondent à une complication, à un perfectionnement du tissu vascularisé par plissement que nous avons décrit en premier lieu ; mais c'est simplement une exagération du phénomène, qui arrive à rendre les espaces médullaires plus importants que la substance ossifiée ; dans le premier cas, les parties où la formation osseuse est ralentie ne sont que l'exception, elles constituent des creux par rapport à la surface d'accroissement général ; dans l'autre cas, la surface à ossification ralentie ou arrêtée est la plus importante et la suractivité d'ossification est localisée et aboutit au développement de travées.

Le mode de vascularisation par plissement peut se rencontrer toujours, dans le début de la formation d'un os, que celui-ci possède plus tard des canaux de HAVERS, ou qu'il prenne la structure trabéculaire ; dans ce dernier cas c'est une exagération extrême du phénomène qui a lieu. Le plissement, d'essence par conséquent plus simple, demeure restreint dans le cas d'ossification haversienne. Mais, ainsi que nous l'avons vu, les conditions ne semblent pas se prêter chez les Poissons à la néoformation osseuse. Elle perd donc l'importance qu'elle avait dans des groupes très anciens et elle est remplacée par l'ossification trabéculaire qui édifie du premier coup un os léger, solide et bien médullarisé.

Chez les Vertébrés supérieurs, il y a bien certains os qui se développent sous forme de travées : c'est le cas entre autres du maxillaire inférieur. Mais cette constitution disparaît chez l'adulte, où l'on voit des systèmes de HAVERS séparés par des systèmes intermédiaires. On ne trouve pas, à l'état adulte, d'os formé par un système primitif

de travées osseuses. Quand il y a une structure spongieuse, elle est due à la grandeur des cavités de Havers et à la minceur relative de leurs systèmes de lamelles.

Chez les Poissons nous assistons donc à une évolution toute particulière dans le mode de constitution des os, évolution qui apparaît dès les premiers stades et se substitue au développement par néoformation, lui aussi très primitif quoiqu'à un degré moindre. L'ossification trabéculaire prend alors de plus en plus d'extension et finit par constituer la majeure partie du squelette des Poissons supérieurs adultes.

Il y a du reste des pièces du squelette exigeant une résistance exceptionnelle qui semblent subir une nouvelle évolution. Les travées s'épaississent d'une façon considérable et arrivent en contact suivant des lignes analogues à celles qui séparent les canaux de Havers les uns des autres. Ainsi est constitué un os compact parcouru de canaux de diverses tailles à course irrégulière : les plaques maxillaires d'*Orthogoriscus* nous offrent un exemple de ce cas.

Plaques basales des boucles de « *Raja clavata* ». — Avant de terminer l'étude des os à constitution trabéculaire, il nous reste à parler de la structure des plaques basales des grandes

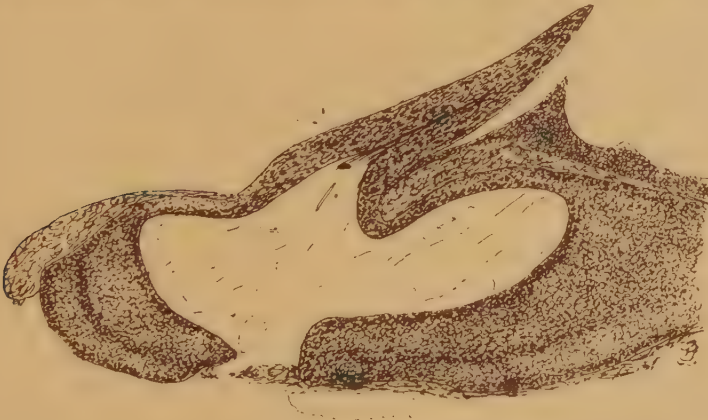


FIG. 2. — Coupe sagittale d'une grosse boucle dorsale de *Raja clavata*.

écailles placoïdes ou *boucles* de *Raja clavata*. Ces organes diffèrent des plaques basales des écailles placoïdes ordinaires ; leur consistance est moins ferme, moins compacte, et l'examen d'un fragment

isolé d'une des plus grosses boucles présente un aspect qu'il est bien difficile de comprendre au premier abord. Il faut les examiner dans leur ensemble et suivre les modifications qu'elles présentent depuis leur surface de formation pour nous rendre compte de la valeur morphologique du tissu.

Sur une section faite suivant le plan médian d'une de ces boucles, on voit la plaque composée d'un réseau irrégulier de travées ossifiées anastomosées en tous sens (Pl. II, fig. 5) ; ces travées sont de formes contournées, noduleuses ; leur taille varie ; certaines ne sont que de gros faisceaux calcifiés ; parfois, ces derniers coupés en travers se montrent seulement sous l'aspect d'un cercle brillant, isolé au milieu d'une maille. Ces mailles sont occupées par un feutrage de matière fibrillaire qui ne se colore que très difficilement et n'est pas calcifiée (Pl. II, fig. 6, Pl. V, fig. 2). Il n'y a pas de cellules au milieu de cette substance fibrillaire dans la plus grande partie de la plaque ; il n'y en a pas non plus, appliquées contre les travées, ainsi que cela arriverait pour un véritable réseau de tissu ostéoïde de Téléostéen.

Il existe cependant dans l'organe quelques éléments protoplasmiques, et on peut les rapporter à deux groupes. D'une part on voit quelques gros faisceaux fibreux, non calcifiés, traverser sur une grande longueur le tissu de la plaque basale, et, *accolées à ces faisceaux sont des cellules aplaties qui les entourent d'un réseau protoplasmique..* Ces faisceaux sont les homologues des faisceaux non calcifiés que l'on rencontre souvent dans les plaques basales des écailles placoides ordinaires et qui, sur des préparations montées dans le baume sec, peuvent en imposer pour des canalicules dentaires. La particularité qu'ils présentent ici est d'avoir conservé leurs cellules. Cette possibilité, pour des cellules, de continuer à vivre au milieu du tissu de la plaque basale, n'existait pas chez les autres *Sélaciens*.

Les autres éléments protoplasmiques sont plus difficiles à interpréter. Ils n'existent que dans un certain nombre de mailles et *sont surtout abondants à la périphérie*, près de la surface d'ossification (Pl. II, fig. 5 c ; fig. 6, *pr*). Nous les avons appelés seulement éléments protoplasmiques ; c'est qu'effectivement on ne peut pas se prononcer immédiatement sur leur valeur cellulaire. Dans certains des espaces intertrabéculaires, on voit bien effectivement une cellule à protoplasma très granuleux se teignant très fortement par l'éosine,

la pyrosine, la thyonine, à noyau prenant au contraire plus faiblement les matières colorantes. La forme de ces cellules est irrégulière ; elles ont quelques prolongements courts. Parfois deux ou plusieurs cellules bien distinctes occupent l'aréole fibrillaire (Pl. v, fig. 2, *mc*) ; mais souvent aussi on a des éléments à plusieurs noyaux, dont il est difficile de dire s'ils correspondent à la fusion de plusieurs des cellules précédentes ou s'ils sont au contraire le produit de la division d'une seule d'entre elles. Enfin on trouve des éléments de la grosseur d'une cellule où l'on ne peut observer aucun noyau ; souvent, à côté, se trouvent un certain nombre de grains protoplasmiques de différentes grosseurs ; enfin dans beaucoup de cas, il n'y a qu'un amas de ces grains au milieu de la masse fibrillaire (*grp*). Les cellules nucléées sont surtout localisées à la zone la plus externe, les grains se montrent plus profondément ; plus loin encore ils existent presque seuls quand il y a de la substance vivante dans l'espace intertrabéculaire. Tout, dans l'aspect de ces amas *semble indiquer des cellules en dégénérescence*. Si l'on tient compte de leur position par rapport aux cellules nucléées et des passages graduels qui relient les deux sortes d'éléments, on est amené à penser qu'ils représentent un terme final de l'évolution de ces cellules ; que celles-ci subissent une régression, leur noyau disparaît d'abord, puis le protoplasma se désagrège peu à peu pour disparaître ensuite (Pl. v, fig. 2).

Les cellules auxquelles RANVIER a donné le nom de *clasmato-cytes* subissent une semblable désagrégation de leur protoplasma. Ces clasmatocytes proviennent d'une modification particulière des leucocytes qui se fixent dans les tissus. Nous pourrions nous demander si nous n'avons pas ici des sortes de clasmatocytes, des globules blancs qui pénétreraient par diapédèse, dans le tissu de la plaque basale, puis se fixeraient et entreraient en clasmatose. Mais, en outre que nous n'avons pas pu retrouver dans ces éléments la coloration élective si intense que le violet de méthyle donne aux clasmatocytes, il nous semble plus probables que ces cellules ont la valeur de cellules fixes. Les cellules nucléées que l'on voit près de la surface ressemblent entièrement aux cellules génératrices ; parfois même elles leur sont rattachées d'une façon plus ou moins directe ; on peut assister à presque toutes les phases de l'introduction de ces sclérobastes dans le tissu de la plaque basale (fig. 59) ; mais au lieu de porter toujours sur des cellules isolées, cette inclusion

se produit aussi pour des paquets cellulaires, manifestant ainsi une différence du même genre que celle qui sépare de la dentine vraie des animaux supérieurs la dentine des Sélaciens, où plusieurs cellules situées à l'origine d'un canal envoient à son intérieur un faisceau de prolongements protoplasmiques.

Quel est le rôle de ces éléments? Représentent-ils simplement une tentative, vouée à l'avortement, d'édification d'un tissu osseux à cellules, ou bien remplissent-ils une fonction spéciale? Si nous nous reportons à l'architecture de la pièce qui nous occupe, à la disposition des travées ossifiées, nous voyons que dans les parties plus anciennement formées, les travées sont minces, la substance fondamentale fibrillaire occupe de larges aréoles. La surface, au contraire, se développe comme celle des plaques basales des autres Sélaciens: en dedans d'un tissu dermique à structure bien connue, vient une zone extrêmement cellulaire, puis un tissu ossifié dû à l'activité de ces cellules. Cette partie située immédiatement au-dessous de la couche génératrice est compacte, elle n'est interrompue qu'au niveau des points où s'effectue l'inclusion d'une cellule ou d'un amas de cellules; ces éléments sont enchâssés dans la substance fondamentale à la façon des cellules osseuses; la zone de matière fibrillaire n'existe pas; elle fait son apparition un peu plus loin, mais elle commence par être très étroite, et à mesure que l'on s'éloigne, elle s'agrandit toujours (Pl. V, fig. 2, *sfb*), en même temps que la cellule subit les phénomènes de régression dont nous avons parlé. *Il semble donc probable que ces cellules président à la résorption de la substance ossifiée de la plaque basale*, qu'elles amènent sa décalcification et la réduction des parties calcifiées en un feutrage fibrillaire. De cette façon la plaque basale est transformée en un appareil creusé de cavités qui lui donnent un grande légèreté. Les cellules qui ont joué un rôle important dans cette évolution se rapprochent donc un peu par leurs propriétés des ostoclastes; leur aspect granuleux, leur forte coloration, la présence fréquente de plusieurs noyaux, sont autant de points qui rendent plus grande encore cette analogie, ce qui ne veut pas dire du reste que l'on doive les considérer comme étant de même nature. *Mais ce qui est bien particulier au cas qui nous occupe, c'est cette fonte des cellules après qu'elles ont accompli leur fonction, et la disparition finale des éléments vivants de cette grande masse trabéculaire.*

Les boucles plus petites ont une constitution plus simple; le tissu de la plaque basale est plus compacte; on voit les faisceaux du derme y pénétrer pour la constituer et on peut les suivre sur une grande longueur. Un certain nombre de faisceaux ne sont pas calcifiés et présentent à leur surface les cellules que nous avons décrites. Enfin, à la partie inférieure surtout, on voit en certains points les faisceaux s'écarter et livrer passage à un certain nombre de cellules de la couche scléroblastique. Ces groupes de cellules, en vieillissant, subissent la même dégénération que ceux des boucles plus grandes que nous avons décrites en premier lieu; mais le processus est toujours infiniment moins étendu, et la plaque reste dans son ensemble beaucoup plus compacte. On ne peut douter que l'on ait ici un point de passage des écailles placoides ordinaires aux formations réticulaires qui constituent les grandes boucles.

Les phénomènes auxquelles l'étude des boucles de *Raja clavata* nous a permis d'assister nous montre encore cette tendance des formations osseuses des Poissons à se disposer sous forme d'un réseau solide et léger. Le processus pour arriver à cette disposition est bien différent de la poussée de travées recouvertes d'ostéoblastes, mais le résultat final est le même en ce qui concerne la disposition du système ossifié; seuls les rapports des cellules avec la substance dure varient complètement.

OSSIFICATION DANS LE CARTILAGE.

Tous les histologistes sont aujourd'hui d'accord pour reconnaître que, lorsqu'un os est représenté au début de son développement par un modèle cartilagineux, le processus qui conduit à la substitution à ce moule primitif d'une masse de tissu osseux débute par une érosion du tissu cartilagineux; sur les parties restantes de ce dernier les ostéoblastes président à l'élaboration du tissu osseux définitif. C'est seulement depuis les travaux de MÜLLER [58], que ce mode d'ossification est admis comme une règle générale, sous le nom d'ossification néoplastique. Pour les anciens anatomistes, à l'époque que BUSCH appelle *préhistologique*, la question ne se posait pas. On savait que dans les premiers temps du développement, aux points où devait se trouver plus tard du tissu osseux, il y avait du cartilage et on

admettait, comme la seule théorie possible, que le tissu osseux se formait par transformation progressive de l'autre.

Quand commença l'usage du microscope, l'étude de l'ossification se montra tout de suite comme très difficile. SCHWANN [39], HENLE [49], KÖLLIKER [49, 49^{bis}], MEYER [41], REICHERT, VIRCHOW [52], en Allemagne; ROUGET [56], POUCHET [64], ROBIN [64] en France; TOMES et de MORGAN [124], en Angleterre, admettaient encore la transformation directe ou métaplastique, suivant l'expression introduite par VIRCHOW. Mais, ce qui montre l'embarras dans lequel étaient ces histologistes pour expliquer la nature de cette transformation, c'est que VIRCHOW, KÖLLIKER furent obligés d'avoir recours à l'étude de cas pathologiques; ils pensaient trouver là des phénomènes plus simples et plus faciles à voir que dans l'ossification normale. Après les travaux de H. MÜLLER, puis ceux de GEGENBAUR [67^{bis}] et de WALDEYER [65], seuls LIEBERKÜHN [62], ROBIN, SAPPEY restèrent partisans de l'ancienne théorie de la métaplasie; mais ils trouvèrent peu de partisans.

Cependant, si l'on admet un développement indirect pour la plupart des os primitivement cartilagineux, il y a quelques exceptions. Il reste un certain nombre de points pour lesquels beaucoup d'auteurs pensent que l'on ne peut trouver d'autre interprétation que la transformation directe du cartilage en os. [Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

En ce qui concerne spécialement la classe des Poissons, les travaux sur l'ossification sont beaucoup moins nombreux. WILLAMSON [51] chercha à l'étudier chez différentes espèces. C'est ainsi que, dans la nageoire pectorale du Brochet, il arriva à la conclusion que l'os se forme de deux manières: d'abord un *os chondriforme*, par calcification de la substance fondamentale du cartilage, ensuite un *os membraniforme* par calcification du péri-chondre. Il considère ainsi comme os du cartilage calcifié. H. MULLER [58], établit au contraire *une distinction bien nette entre le cartilage calcifié et l'os véritable*; il ne reconnut chez les poissons aucune transformation directe du cartilage en os. — BRUCH [43] parle de *cartilage ossifié*, mais il établit nettement que ce n'est pas de véritable tissu osseux, mais un tissu *sui generis* à durée de vie restreinte.

GEGENBAUR [67] montra que, chez les Téléostéens, à côté de l'os

préformé à l'état cartilagineux, la substance osseuse se développe d'abord en dehors du cartilage, dans le périchondre. Il fit encore un pas de plus et établit que l'impulsion des processus de transformation et de néoformation liés au développement du tissu osseux était donnée par le périchondre, établissant nettement ainsi quelle était la matrice du tissu osseux. — Chez *Lepidosteus* [67^{ter}], il put suivre l'ossification des *corps vertébraux cartilagineux* ; la partie médiane se vascularise, puis de l'os est déposé sur le pourtour des cavités médullaires. La vascularisation, puis l'ossification, s'avancent d'une façon continue vers la surface articulaire. D'autre part un dépôt osseux périostique entoure la vertèbre et préside à son épaissement.

SCHMIDT-MONNARD [83] étudia le développement d'un certain nombre d'os de différentes espèces de *Téléostéens*. C'est ainsi que, dans la *ceinture scapulaire du Brochet*, l'ossification débute par le dépôt d'une mince lamelle brillante, homogène, contre le cartilage ; elle est recouverte d'ostéoblastes. Plus tard le cartilage est résorbé au-dessous de l'os, et ensuite des travées osseuses se forment dans cette cavité de résorption. Un grand nombre d'os préformés à l'état cartilagineux s'ossifient de cette façon. Ils présentent entre eux des différences suivant l'état que revêt le cartilage avant sa disparition ; parfois le cartilage se calcifie, comme dans la ceinture scapulaire, le squamosum du Brochet ; d'autres fois la calcification n'a pas lieu : l'os pétreux d'*Alburnus lucidus* en est un exemple.

Mazza étudiant la régénération de la queue de *carassius auratus* semble dire que les rayons osseux se referment à l'état de cartilage qui s'ossifie [90].

On voit donc, à ce point de vue général, que les phénomènes de l'ossification endochondrale sont les mêmes, chez les Poissons que chez les Mammifères. Le dépôt d'une couche osseuse périchondrale suivi d'une résorption du cartilage, calcifié ou non, et de l'élaboration néoplastique du tissu osseux : tels sont, dans leur ensemble, les stades classiques du processus. Si nous entrons dans les détails, nous pourrions observer une certaine variation dans la façon dont se passe ce développement.

A l'étude de l'ossification endochondrale se rattache la question de l'origine des ostéoblastes qui y prennent part. Tous les auteurs

indiquent que les cellules médullaires se transforment en ostéoblastes. Mais quels sont les rapports de la moelle avec le cartilage ? KÖLLIKER [84], LOVEN, STIEDA [72,76], STRELZOFF [73], LESER [88], STEUDENER [75], SHAFFER [88], admettent que le cartilage disparaît complètement, aussi bien la substance fondamentale que les cellules ; celles-ci dégénèrent, et ne se transforment pas en d'autres éléments vivants ; les éléments de la moelle proviennent d'un bourgeonnement du périoste. Au contraire, VIRCHOW [52], MÜLLER [58], RANVIER [89], GEGENBAUR [67^{bis}], WALDEYER [65], SHONEY [76], admettent que les cellules cartilagineuses, dégagées par la dissolution de la substance fondamentale, deviennent des cellules médullaires et ensuite des ostéoblastes. Pour LEBOUQ [77], les cellules cartilagineuses mises en liberté jouent un rôle très actif dans la formation de l'os. JULIN [80], rapporte et figure la transformation du cartilage en moelle par la multiplication et le changement de caractères des cellules du cartilage. VAN DER STRICHT [89] montre également la fusion de la substance cartilagineuse, tandis que les grandes cellules du cartilage sérié diminuent de taille et, prenant une forme plus irrégulière, deviennent les cellules médullaires. BRACHET [93], décrit ainsi qu'il suit le phénomène : « En se rapprochant de la ligne de résorption, on voit la substance » fondamentale se décolorer peu à peu, pour devenir incolore ; elle » ne se distingue plus que par une légère réfringence ; en même » temps les cellules deviennent moins volumineuses, leur proto- » plasma se condense, devient grossièrement granuleux, les » contours cellulaires s'accusent, la cellule ne remplit plus complè- » tement la cavité, le noyau devient plus petit, montre un reticulum » chromatogène et une membrane nucléaire nette. Ainsi, tandis que » dans la zone d'hypertrophie les cellules semblent en dégéné- » rescence, dans la zone de résorption elles ont l'aspect de cellules » plus vivantes, régénérées ; on pourrait l'appeler zone de régéné- » ration ». Plus loin, les capsules cartilagineuses sont ouvertes et les extrémités des travées de substance cartilagineuse disparaissent peu à peu, sans limite nette, en se perdant dans la moelle. Il y a plutôt une modification chimique, une fonte muqueuse qu'une résorption du cartilage. Les cellules reviennent également à une forme embryonnaire, se multiplient par mitose, perdent leur contours arrondis, s'anastomosent entre elles, et finalement forment un réseau de tissu muqueux. Immédiatement en dedans de la lame osseuse

périchondrale fondamentale, les cellules cartilagineuses régénérées s'allongent, deviennent fusiformes, s'appliquent contre la lame périchondrale et se comportent comme des ostéoblastes.

Récemment, RETTERER [98] a également décrit chez les Mammifères la transformation des cellules cartilagineuses en ostéoblastes.

SCHMIDT-MONNARD [83] n'a pas toujours pu observer, chez les Poissons, la transformation des cellules du cartilage; mais, dans certains cas il décrit leur persistance et leur chute dans la cavité médullaire où elles se mêlent aux autres et parfois deviennent ostéoblastes.

Les rapports du cartilage et de l'os présentent chez les Poissons une variété considérable, suivant les types que l'on étudie et les différentes pièces du squelette de chacun de ces types. Nous ne chercherons pas à donner une idée de la distribution de ces différentes sortes de rapports; les travaux de très nombreux auteurs ont porté sur ce sujet, et il est encore bien loin d'être épuisé. Nous nous bornerons à indiquer par quelques exemples les principaux types de relations.

Il existe d'abord de grandes portions du squelette qui restent entièrement cartilagineuses: telle est par exemple la colonne vertébrale d'*Acipenser*. D'autres fois il y a un rapprochement des parties osseuses et cartilagineuses, sans qu'elles arrivent à se toucher: les pièces osseuses s'adaptent à doubler les parties cartilagineuses, sans contracter avec elles de rapports intimes; le revêtement osseux de la tête d'*Acipenser*, les petites plaques de recouvrement des nageoires sont dans ce cas. Il peut même y avoir un rapprochement plus grand encore, comme entre l'os maxillaire inférieur et le cartilage de MECKEL chez *Lophius*, *Merlucius*, sans pourtant que les deux tissus entrent en contact. On ne peut pas comprendre véritablement les formations précédentes comme ossifications.

Dans les *apophyses neurales et hémales* de *Protopterus annectens*, la partie centrale est constituée par un beau cartilage hyalin calcifié; cette partie centrale est entourée directement par un anneau osseux qui repose immédiatement sur elle; le cartilage et l'os sont bien distincts, la limite entre eux absolument nette. (Pl. v, fig. 3). L'os forme une lame cylindrique uniforme, recouverte d'un tissu fibreux périostique et d'ostéoblastes. Si, chez ce même animal, on étudie une pièce de cartilage ordinaire, le passage

du périchondre à grosses fibres dans le cartilage hyalin se voit très nettement; il est très brusque. Si nous nous demandons comment s'est produite l'ossification de l'épine vertébrale, nous sommes amenés à penser que la fonction chondrogène de ce tissu fibreux s'est arrêtée brusquement, pour être remplacée par la fonction ostéogène: le périchondre est devenu périoste immédiatement. Nous avons vu qu'il en est de même dans l'édification d'une pièce du squelette des Vertébrés supérieurs; le moule cartilagineux commence par être recouvert d'une croûte osseuse périchondrale. Chez *Protopterus* nous avons en somme *la persistance du stade si transitoire chez les autres Vertébrés: un noyau cartilagineux revêtu d'os, sans résorption ni remaniement d'aucune sorte du cartilage ou de l'os*. De nombreuses pièces du squelette des Poissons montrent ainsi, pendant toute leur vie une constitution fondamentale analogue: *les arcs branchiaux d'Acipenser, Esox, des Gadidés; de nombreux os du crâne des Gadidés, Esocidés, etc.*, conservent cette constitution. Mais généralement il se fait une résorption du cartilage qui cède sa place au tissu osseux ou à des cavités médullaires.

Beaucoup de pièces cartilagineuses du squelette d'*Orthogoriscus mola* atteignent un degré supérieur au précédent. La partie superficielle est encore recouverte immédiatement d'une couche osseuse périchondrale, du tissu osseux particulier à ce Poisson que nous étudierons plus loin. Ensuite le cartilage se creuse d'un certain nombre de larges canaux à l'intérieur desquels se dépose le tissu osseux. Les canaux restent toujours éloignés les uns des autres, parfois même à une assez grande distance (Pl. VII, fig. 8). Dans les parties de ces canaux où la résorption cartilagineuse s'effectue encore et où le tissu osseux n'a pas commencé à se montrer, on peut, sur le bord de la cavité, suivre le passage progressif du tissu médullaire au cartilage. La substance fondamentale disparaît par une sorte de fonte, et les cellules du cartilage, libérées, sont anastomosées avec celles du tissu médullaire. Mais, dans la pièce ainsi constituée, le tissu cartilagineux continue à garder une prédominance considérable sur l'os néoformé. L'expression de système intermédiaires, appliquée aux restes du cartilage, désignerait la plus grande partie de l'organe.

L'épiphyse des os longs des Mammifères se creuse également de

canaux médullaires ; il en est de même des corps vertébraux cartilagineux en voie de développement de *Lepidosteus*. Mais ce ne sont là que des stades transitoires. Ici, au contraire, cet état est permanent, on le retrouve pendant toute la vie de l'animal.

Généralement, quand il se fait de l'ossification endochondrale, la destruction du cartilage est poussée beaucoup plus loin, et cela chez les groupes les plus inférieurs chez lesquels on rencontre l'ossification endochondrale. Il nous semble donc que, chez la Mole, l'état rudimentaire auquel s'arrête le développement de l'os n'est pas la persistance d'un état primitif ; mais c'est peut-être un ralentissement du phénomène, une sorte de lassitude, pour ainsi dire, due à l'inutilité que l'état particulier du tissu osseux de ce Poisson donne à cette ossification.

Les vertèbres de *Lepidosteus osseus*, après les états jeunes étudiés par GEGENBAUR, constituent un bon exemple d'ossification continue. On sait que ces vertèbres, par une particularité unique chez les Poissons actuels, s'articulent par des têtes et des cavités recouvertes de cartilage (fig. 3). Chacune de ces vertèbres, avec ses



FIG. 3. — Coupe sagittale d'une vertèbre de *Lepidosteus osseus* ; *ch.* cartilage articulaire ; *rch.* restes de cartilage ; *so.* substance osseuse ; *cm.* cavité médullaire.

deux extrémités cartilagineuses, présentant une croissance que l'on peut considérer comme illimitée, a une certaine analogie avec un os long de Batracien. Les deux surfaces articulaires sont reliées par un tissu fibreux, chondroïde ; celui-ci est, sinon identique, au moins assez semblable au tissu fibreux que VAN DER STRICHT a décrit à la surface articulaire des cartilages épiphysaires des Oiseaux [99].

Ce tissu, lâche au milieu de l'espace intervertébral, passe progressivement à du cartilage vrai (fig. du texte 3, *ch.*). Celui-ci n'a qu'une faible épaisseur, car il se calcifie bientôt très fortement.

Si on examine alors le côté interne du cartilage calcifié, on assiste aux phénomènes de la résorption. Ce processus est irrégulier dans ses détails, quoique, à première vue, l'épaisseur assez régulière du cartilage articulaire pourrait faire croire à l'existence d'une véritable ligne d'ossification. Les capsules cartilagineuses, qui ne sont pas sensiblement modifiées, s'ouvrent sous l'action de la moelle. L'insuffisance de la fixation des tissus que nous avons à notre disposition et la petitesse des éléments rendaient très difficile l'examen des fins détails de cette résorption, que l'état de maturité sexuelle de notre exemplaire devait rendre très peu importante. Mais le résultat est que le cartilage se trouve détruit en grande partie par des canaux médullaires qui se creusent irrégulièrement un chemin en suivant les capsules cartilagineuses, puis en s'élargissant. Du tissu osseux se dépose ensuite, et, dans les intervalles de ces dépôts osseux, persistent les restes du cartilage qui n'a pas été détruit *r. ch.* : c'est-à-dire en grande partie des travées de substance fondamentale, irrégulière par suite de l'ouverture des capsules ; parfois, dans les noyaux volumineux, quelques capsules non encore ouvertes ont conservé leurs cellules. La vertèbre s'accroît ainsi et les remaniements ultérieurement sont peu considérables. Aussi ces systèmes intermédiaires cartilagineux persistent-ils longtemps, probablement même une partie d'entre eux pendant toute la vie de l'animal et on les *retrouve jusque dans la région tout à fait médiane de la vertèbre.*

*Dans les vertèbres de nombreux Physostomes, la base des arcs inférieurs, au niveau de son insertion sur le double cône vertébral, conserve l'état cartilagineux pendant toute la vie de l'animal (fig. du texte 4, *ch.*). Cette portion cartilagineuse a à peu près la forme d'une calotte de sphère, ou plutôt d'ellipsoïde, appuyée par sa base convexe sur le tissu osseux périocardal, et dont la face concave, servant de base à l'arc vertébral, s'ossifie d'une façon continue. Le bord de la calotte correspond à la surface libre de la vertèbre, à la ligne suivant laquelle l'arc pénètre dans le corps vertébral. Le tissu fibreux périostal s'insère là à la fois sur le corps vertébral, l'arc et le bord cartilagineux, qui, par là, peut s'accroître pendant toute la*

vie de l'animal. La surface externe de cette calotte cartilagineuse, appuyée sur le tissu osseux et sur laquelle nous reviendrons plus



FIG. 3. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Cyprinus carpio* ; *ch.* cartilage de la base des arcs inférieurs.

loin, est fortement calcifiée ; en dedans, la calcification se réduit en grains isolés, puis disparaît. On a alors un tissu cartilagineux hyalin ordinaire. Dans certains cas, chez *Cyprinus carpio*, par exemple, les cellules de ce cartilage sont très allongées et disposées en files dirigées vers la surface interne. Ces files de cellules pourraient à première vue rappeler le cartilage sérié des Mammifères ; mais elles en diffèrent fondamentalement, au contraire, par l'allongement de ces cellules. Du reste, chez les Mammifères, cette disposition du cartilage est produite surtout par l'activité de multiplication des cellules, activité due à l'accélération des phénomènes de développement. Ici, au contraire, l'accroissement est continu, mais lent. Chez *Salmo salar*, *Alosa finta*, nous n'avons pas pu trouver une pareille disposition des cellules. — En se rapprochant de la surface interne, on observe de nouveau de la calcification du cartilage, calcification qui débute par des grains, puis devient homogène. Chez les Cyprinidés, elle se conserve parfois jusqu'au niveau de la disparition du cartilage.

Les phénomènes de la résorption du cartilage sont bien nets chez *Alosa finta*, *Leuciscus albidus*. Chez ce dernier Poisson, la zone interne montre des cellules à protoplasma gonflé, hypertrophiées, pour employer l'expression des auteurs qui décrivent cet état chez les Vertébrés supérieurs (Pl. v, fig. 4). Cette hypertrophie n'est d'ailleurs pas considérable ; les cellules ainsi modifiées sont rondes, nullement disposées en files. En se rapprochant de la surface interne, les cellules se modifient ; leur protoplasme devient plus dense, plus opaque ; au lieu de se colorer

d'une façon analogue à la substance fondamentale du cartilage, il prend au contraire l'aspect des cellules médullaires; il se teint en rose par l'éosine hématoxylique, en bleu par la safranine et le bleu d'aniline (méthode de GARBINI) (Pl. v, fig. 4 et 5, *cchr*). En même temps la substance intercellulaire se décolore peu à peu. Enfin, en arrivant sur le bord même de résorption on voit un certain nombre de capsules cartilagineuses s'ouvrir, et les *cellules deviennent de ce fait cellules médullaires*. En général cette transformation se fait lentement, on ne voit pas de phénomènes de multiplication dans les cellules du cartilage; parfois pourtant on en rencontre deux dans la même capsule. *La substance fondamentale disparaît peu à peu par une sorte de fonte*. Parfois, comme la moelle n'est pas complètement muqueuse, mais formée d'un tissu conjonctif lâche à fibres fines, on voit la substance cartilagineuse se résoudre en fibrilles qui se mêlent à celles du tissu médullaire. Chez *Alosa finta*, la moelle qui recouvre la zone de fonte cartilagineuse est assez dense (Pl. v, fig. 4), les cellules sont abondantes. Chez les *Cypri-nidés* elles sont au contraire plus rares (Pl. v, fig. 5). On n'observe pas de cellules à noyaux multiples au niveau de cette zone; les vaisseaux ne sont pas non plus très abondants, ni très volumineux; on ne les voit pas s'appliquer sur la surface à détruire. La fonte semble bien être un phénomène dû à l'activité propre des cellules du cartilage, les vaisseaux n'agissant que comme un élément de nutrition de ces cellules et à distance. Cette ligne d'érosion n'est pas absolument régulière et tout le cartilage n'est pas détruit; il en reste de gros noyaux au milieu de la cavité médullaire, parfois calcifiés sur leurs bords et hyalins à leur centre. Le dépôt osseux s'effectue faiblement sur le fond de la calotte; il protège alors dans ce cas contre la destruction les parties où il se forme; il est alors le point de départ des noyaux de cartilage intramédullaires. Ceux-ci sont en grande partie recouverts d'os; ensuite ils se résorbent plus ou moins rapidement et finissent par disparaître, de sorte que la partie centrale de la cavité de résorption finit par être occupée par de la moelle et quelques travées osseuses. Les parties latérales de la calotte se recouvrent aussi d'un dépôt osseux.

On n'observe donc nullement ici de phénomènes pouvant être considérés sérieusement comme ossification directe. Le cartilage est toujours résorbé. Parfois le phénomène est irrégulier, peu net, mais on n'aurait pas le droit de l'interpréter autrement. La principale

difficulté que l'on rencontre parfois est la suivante : lorsque le cartilage subit sa fonte de substance, le phénomène n'est pas brusque et s'accomplit sur une largeur assez grande ; quand il y a ossification, le phénomène de fonte peut être arrêté brusquement et la calcification commence : la partie la plus rapprochée des ostéoblastes étant du tissu muqueux fibrillaire se transforme en os vrai ; mais plus profondément le tissu est intermédiaire entre du tissu muqueux et du cartilage ; *il y a alors une pénétration intime de cartilage et d'os, mais sans qu'il y ait transformation de l'un dans l'autre*. Enfin la substance cartilagineuse et les cellules renfermées dans le tissu osseux peuvent dégénérer, perdre leurs caractères distinctifs et prêter là à quelque confusion sans qu'il y ait ossification véritable. SCHAFFER a déjà décrit cette dégénérescence du cartilage dans le maxillaire inférieur [88].

Dans la tête articulaire du maxillaire inférieur de Tetrodon reticulatus, le cartilage, à sa superficie, offre l'aspect d'un péri-chondre peu colorable en violet par l'éosine hématoxylique, à cellules allongées parallèlement à la surface. Puis vient une zone de grandes cellules à protoplasma réticulaire, ensuite des cellules aplaties. Enfin la plus grande partie est formée de cellules ovales, allongées, petites, très écartées.

En approchant de la surface d'érosion qui est très irrégulière, le cartilage se calcifie : le dépôt s'effectue d'abord par petits grains, puis par sphères plus volumineuses qui augmentent de taille (Pl. v, fig. 8) ; ces grains peuvent se former isolément au milieu de la substance fondamentale, ou au contraire avoir pour centre une des cellules du cartilage. Ces sphères s'agrandissent et confluent peu à peu en grandes masses calcifiées. Mais la surface d'érosion n'est pas complètement constituée par ce cartilage calcifié ; c'est même surtout sur les parties recouvertes déjà d'os que la calcification atteint sa plus grande intensité (Pl. v, fig. 6). La surface de destruction du cartilage peut donc présenter une substance presque hyaline ou renfermant des grains calcaires plus ou moins gros, ou complètement calcifiée.

La portion de la moelle qui avoisine cette surface est richement vascularisée. Dans les parties les plus hyalines, les vaisseaux n'arrivent pas en contact de la substance cartilagineuse, ou seulement d'une façon restreinte ; on observe une fonte progressive de

la substance fondamentale dans celle de la moelle [Fig. 7]. Les cellules cartilagineuses, peu abondantes et qui n'ont pas changé de constitution depuis le milieu de la tête articulaire se transforment probablement en cellules médullaires, car on ne les voit nullement dégénérer; mais elles sont si rares qu'il est difficile de voir le fait se produire. Dans les parties entièrement calcifiées, le rôle le plus important dans la résorption est dû aux chondroclastes (Pl. v, fig. 8), et aux vaisseaux; ceux-ci assez volumineux, nombreux, un peu gonflés à leur extrémité, s'accolent contre le cartilage calcifié, comme cela se voit chez les Vertébrés supérieurs (Pl. v, fig. 6); les chondroclastes sont aussi abondants, de tailles et de formes variées, avec un nombre plus ou moins grand de noyaux (fig. 8). Certains montrent manifestement avec la paroi des vaisseaux les rapports intimes qui leur ont été décrits (voir BRACHET [93]).

De grands îlots de cartilage calcifié en masse sont isolés dans la moelle, entourés de toute part par du tissu osseux. Ces îlots sont presque toujours en quelqu'un de leurs points attaqués par les cellules à noyaux multiples; c'est pourquoi l'on rencontre de très petits îlots cartilagineux isolés, parfois une simple sphère ayant pour centre une cellule et entourée d'os. Dans certains cas le dépôt osseux s'effectue sur la surface même d'érosion, la protégeant ainsi pendant quelque temps. Finalement la plus grande partie du cartilage disparaît, et le tissu osseux endochondral subit lui aussi le même sort, au moins en grande partie. *Il est remplacé par le tissu osseux périchondral qui s'avance sous forme de travées à la place qui était occupée par le précédent, remplaçant ainsi par de l'os formé directement une partie édifiée par ossification indirecte.* Nous ne pensons pas que cette substitution existe chez les Vertébrés supérieurs, et elle nous semble être le résultat de la constitution particulière du tissu osseux de *Tetrodon*.

Dans l'os hypotympanique d'Amia calva, la tête articulaire, composée d'une masse cartilagineuse se colorant en rose par l'éosine hématoxylique, se calcifie par grains ou sphères à une faible distance de la ligne d'ossification. Chez l'exemplaire que nous avons étudié, l'ossification est très peu active et la plus grande partie de la surface d'ossification est recouverte d'os. En d'autres points le cartilage n'est pas calcifié et se fond dans la substance médullaire;

ailleurs, c'est le cartilage calcifié qui disparaît ainsi, mais à un degré beaucoup moindre.

Nous pourrions ainsi multiplier les exemples d'ossification enchondrale, mais il ne nous semble pas que cela soit nécessaire. Les différents procédés de disparition du cartilage et de son remplacement par de l'os ne diffèreraient pas essentiellement de ceux que nous avons passés en revue. Nous avons pu constater ainsi qu'ils sont *fondamentalement les mêmes que dans l'ossification chez les oiseaux ou les Mammifères*. Nous pourrions ajouter aussi, d'après les quelques observations que nous avons pu faire, *qu'il en est de même chez les Batraciens et les Reptiles* (Crocodile). La différence principale, c'est la faible part que les vaisseaux prennent en général à la résorption. Il est vrai que la croissance n'est pas très rapide, chez un animal âgé, comme ceux qui nous ont servi ; mais chez un Crapaud ou une Grenouille, où les conditions de croissance continue sont réalisés comme chez les Poissons, les vaisseaux occupent une place plus considérable que chez ces derniers ; ils sont cependant moins volumineux et moins rapprochés du cartilage que chez les Vertébrés à sang chaud. Nous avons vu aussi, réunis sur une même pièce, les différents modes de résorption, soit par fonte graduelle du tissu, soit par son attaque active de la part des ostoclastes ou des vaisseaux.

Ce qui est plus spécial aux Poissons, c'est l'imperfection ultérieure des processus de remaniement, *imperfection qui amène certains restes de cartilage à persister pendant toute la vie de l'animal*, ainsi que nous l'avons montré pour les vertèbres de *Lepidosteus*. On observe un état analogue dans les os longs des Batraciens ; l'os médullaire et l'os périostique restent séparés par une mince couche de substance fondamentale du cartilage ; mais chez les Vertébrés supérieurs on ne trouve rien de semblable.

SCHAEFFER a montré que, dans la tête articulaire du maxillaire inférieur, le cartilage est résorbé d'abord par les chondroclastes, plus tard par les vaisseaux. Chez les Poissons le rôle des vaisseaux est subordonné, celui des chondroclastes plus important, la fonte cartilagineuse encore davantage. *A ce point de vue les os des Poissons correspondent à un stade primitif ; par leurs systèmes intermédiaires cartilagineux ils représentent aussi un état primitif*. Mais, en somme, ce ne sont que des différences de degré.

OSSIFICATION MIXTE.

Dans un certain nombre de points du squelette, la multiplicité des tissus et leur groupement réciproque sont tels que la plupart des auteurs ont cru devoir admettre un développement métaplastique de l'os aux dépens du cartilage. C'est ce que firent AEBY [58] pour la symphise du pubis; KLEBS [74] pour l'ossification chez les Reptiles; GEGENBAUR [67^{bis}] pour le frontal du jeune Veau et la trachée des Oiseaux; KÖLLIKER [84] pour les bois de Cerfs; STRELZOFF [73, 76] pour l'épine de l'omoplate et le maxillaire inférieur. Dans les bois des Cervidés, LIEBERKÜHN [63] pense que le cartilage hyalin se transforme en tissu osseux spongieux sans résorption préalable; GEGENBAUR et KÖLLIKER confirment ce fait. H. MÜLLER [58], au contraire, soutint que, si l'on avait un mélange d'os et de cartilage, les deux tissus restaient cependant bien indépendants. LANDOIS va même jusqu'à dire que le développement en est entièrement périostal [65, 65^{bis}]. D'autre part VIRCHOW [52] admettait le passage des uns aux autres de l'os, du cartilage, du périoste et de ses trois espèces de moelles, et une école d'anatomo-pathologistes se formait autour de lui: VOLKMAN avait observé dans un sarcome malin le passage direct de l'os à un tissu à cellules fusiformes; ZIEGLER [78] admet que le cartilage rachitique aussi bien que le cal s'ossifient par métaplasie; mais il ne se limite pas à la pathologie et essaie d'étendre à l'ossification normale le développement métaplastique; il admet que c'est la règle pour les parties qui reposent directement sur de l'os périostal, comme la tubérosité du radius, la clavicule, les bois, l'épine de l'omoplate. Pour KASSOWITZ [81], la métaplasie joue un très grand rôle et existe même dans l'ossification endochondrale.

C'est pour le maxillaire inférieur que les études sur l'ossification furent le plus nombreuses et le plus attentives. Pour STRELZOFF [73, 76], son ossification est entièrement directe; GEGENBAUR y admet aussi de la métaplasie [67^{bis}]; LIEBERKÜHN [63, 64], KLEBS [74], HAAB [75], BAUMÜLLER [79] KASSOWITZ [81], MASQUELIN [78], JULIN [80] sont de cet avis. MASQUELIN, JULIN voient des passages entre les deux modes d'ossification. BRUCH pense au contraire qu'aussitôt après sa formation, le noyau cartilagineux du maxillaire inférieur s'ossifie sensiblement comme un os en voie de croissance ordinaire.

Pour STIEDA [72, 76] les noyaux cartilagineux accessoires n'ont qu'une signification provisoire; il n'y a pas plus là qu'ailleurs de passage du cartilage à l'os. STEUDENER [116] n'a pas pu voir d'ossification métaplastique, mais il reconnaît que la marche irrégulière de l'ossification endochondrale peut donner l'illusion d'une transformation directe du cartilage.

Enfin SCHAEFFER [88], dans une étude approfondie, décrit les aspects que l'on trouve particulièrement dans la tête articulaire et l'apophyse coronéide au cours de leur développement. Les noyaux cartilagineux qui apparaissent d'une façon transitoire, au cours du développement de ces parties, et disparaissent dans l'ossification naissent aux dépens du même tissu embryonnaire que le tissu ostéogène des premières lamelles osseuses du maxillaire inférieur. L'os chondroïde qui forme ces lamelles et le tissu cartilagineux des jeunes noyaux présentent entre eux beaucoup de rapports, mais ils se différencient ensuite dans des sens différents, et les tissus osseux et cartilagineux ne passent pas de l'un à l'autre. Certains aspects pourraient être interprétés d'une façon contraire. Ainsi, sur les coupes frontales, le cartilage de l'apophyse coronéide forme une traînée longue et étroite, revêtue, sauf à sa pointe, d'une croûte osseuse et d'ostéoblastes; la surface du cartilage n'étant pas régulière, on voit des cellules ou des groupes de cellules qui semblent isolés dans la substance osseuse et pourraient donner l'illusion d'une métaplasie. Il en est de même pour la lamelle osseuse qui recouvre les côtés du cartilage de la tête articulaire. D'autre part, en se dirigeant des noyaux cartilagineux vers l'os, on passe, par le cartilage calcifié, d'une manière insensible à l'os, en vertu de leur commune origine. Enfin, au début, la résorption de ces noyaux cartilagineux, irrégulière, isolant de petits amas contenant des cellules, peut donner lieu à de fausses interprétations. On a ainsi toute une série de faits qui ont pu être considérés à tort, comme des phénomènes de métaplasie.

Pour ce qui est des autres classes de Vertébrés, KLEBS [51] chez les Reptiles, dit que l'ensemble des formations osseuses se fait par métaplasie. Nous avons constaté chez le Crocodile qu'il n'en est rien.

D'après KASTCHENKO [8] chez les Batraciens, dans les os longs, les travées cartilagineuses, laissées par la résorption sont d'abord recouvertes d'os néoplastique, puis elles achèvent de s'ossifier par

métaplasie; les premiers débuts de la lamelle périostale ont lieu d'une façon intermédiaire à la néoplasie et à la métaplasie. Dans les os longs de *Bufo vulgaris*, nous n'avons vu aucun phénomène que l'on ne pût interpréter comme ossification endochondrale indirecte.

SCHMIDT-MONNARD [83] dans le squamosum du Brochet décrit à la partie inférieure, contre l'hyomandibulaire, un cartilage à substance fondamentale fibrillaire qui s'ossifie *in toto* par sclérose de cette substance intercellulaire.

Nous ne discuterons pas les théories sur l'ossification du maxillaire inférieur, de l'épine de l'omoplate, etc. Les questions qu'elles soulèvent sont trop importantes pour être abordées d'une façon accessoire au cours d'un travail sur un autre sujet. Nous n'en avons fait nous-même que peu de préparations, et nous ne pourrions pas avoir d'opinion assez solidement établie. Nous nous bornerons à voir si les figures que nous rencontrerons présentent quelque analogie avec les descriptions de quelques-uns des auteurs dont nous venons de parler, et nous chercherons quelle interprétation nous pourrions en donner.

Les arcs branchiaux ont, chez les Téléostéens, une origine cartilagineuse; mais chez l'adulte, la structure de ces arcs est essentiellement variable, suivant les groupes considérés: parfois ils restent toujours cartilagineux (Orthogoriscus); parfois ils sont entourés d'un manchon ostéoïde; parfois enfin le cartilage subit l'ossification endochondrale. Le cas intermédiaire se présente sous une forme intéressante chez les Gadidés (Pl. VI, fig. 4). Comme dans les apophyses vertébrales de Protopterus, l'ossification est due au changement des propriétés du périchondre qui prend la valeur de périoste: or ce changement n'est pas ici tout à fait brusque. Si nous observons par exemple la coupe transversale d'un arc branchial de Merlangus pollachius, à un grossissement suffisant, nous ne distinguons pas une limite nette entre les deux substances cartilagineuse et osseuse (Pl. VI, fig. 2); il y a une transition qui, pour être assez rapide, n'en existe pas moins. Entre la substance fondamentale du cartilage et le tissu ostéoïde, il existe une zone mixte, dont les caractères tiennent des deux autres. Les cellules cartilagineuses, qui, dans toute l'étendue du noyau central, sont de belles cellules rondes ou ovales, d'un aspect bien vivant et bien vigoureux, et deviennent, en approchant de la périphérie, plus aplaties se montrent

sur une coupe transversale ovales, allongées et enfin, dans la zone mixte dont nous parlions tantôt, elles deviennent très minces (*cchp*); elles présentent un état beaucoup plus réduit que dans le reste, comme si cette zone, participant des propriétés de la substance ostéoïde, était peu favorable au développement de cellules à son intérieur.

Chez *Esox lucius*, dont les os sont formés par de la substance ostéoïde mais qui est un Physostome, et par conséquent voisin de Poissons dont les os contiennent des cellules, le passage du cartilage central à l'os périphérique est encore moins rapide, la transition se fait plus lentement, entre les deux substances fondamentales, et sur une certaine étendue, on ne saurait réellement dire si l'on a à faire à l'une plutôt qu'à l'autre; enfin, dans la partie de l'os, déjà bien caractérisé, qui est la plus voisine du cartilage, on voit quelques rares cellules très aplaties, apparaissant sur la coupe transversale comme de petites cellules fusiformes très étroites. Elles n'ont pas de capsule du tout, ni aucun caractère cartilagineux; elles sont bien réellement des cellules osseuses, dont elles ont même la disposition aplatie. Mais il est impossible de ne pas admettre que leur existence n'est pas due à la présence du cartilage, et qu'il n'y a pas une sorte de *persistance des propriétés du périchondre*, se traduisant par la formation de ce tissu mixte.

Nous avons dit que la partie périphérique de la corne frontale de *Chimæra monstrosa* était constituée par une couche osseuse très rudimentaire à la fois par sa structure et son mode d'accroissement; la région centrale est cartilagineuse. Ce cartilage est très peu colorable; ce tissu passe à sa partie externe à un fibrocartilage (Pl. VI, fig. 3 et 4); la substitution n'est du reste pas brusque; on distingue d'abord quelques faisceaux isolés ou groupés, qui courent au milieu de la substance fondamentale, et s'y résolvent en fibrilles (Pl. VI, fig. 4); puis ces faisceaux deviennent plus abondants et séparent de petits groupes de cellules encapsulées, noyées dans de la substance cartilagineuse. Enfin des cellules se montrent isolées, entourées seulement d'une petite zone de chondrine, celle-ci pouvant être limitée à la capsule. On voit enfin des cellules encapsulées et rétractiles, mais n'ayant plus aucune réaction cartilagineuse; d'autres, au contraire, non rétractiles, mais prenant une teinte qui semble indiquer qu'elles sont imprégnées de substance

cartilagineuse, sans que l'on puisse leur assigner une membrane bien nette. Enfin, en nous dirigeant encore plus vers l'extérieur, nous voyons diminuer le nombre des cellules rappelant par quelques particularités les cellules osseuses véritables, ramifiées quelque peu. Le cartilage aussi bien que la zone intermédiaire sont calcifiés; les faisceaux fibreux sont ossifiés. Il y a donc un passage graduel du cartilage à l'os, passage qui se traduit par la persistance d'un mélange intime des deux tissus sur leur limite. Rien n'autoriserait à conclure que le tissu cartilagineux se transforme en tissu osseux, puisque ce dernier recouvre le cartilage et s'accroît par l'extérieur; on pourrait tout aussi bien, alors, interpréter la structure en question comme une transformation du tissu fibreux ossifié en cartilage; il nous semble plutôt que l'on doit admettre seulement un changement dans les tendances physiologiques du tissu fibreux d'enveloppe de la pièce que nous étudions; dans ce tissu se formait primitivement du cartilage; actuellement il s'y développe de l'os. *A un moment donné, il y a en une sorte de phase d'indécision, où le tissu est mixte.*

Nous avons étudié l'ossification endochondrale de *la tête articulaire du maxillaire inférieur de Tetrodon reticulatus*. Les phénomènes qui se passent sur ses parties latérales vont maintenant attirer notre attention. La région périphérique du noyau cartilagineux persiste assez longtemps (Pl. v, fig. 6), comme il en est pour les os longs des Batraciens; mais ici la forme du cartilage persistant est celle d'un tronc de cône, et non d'un cylindre. De plus, ce n'est pas seulement un manchon de substance fondamentale, mais il y a une certaine épaisseur, avec des cellules. La surface externe est recouverte d'os périostique. Mais cette surface est loin d'être unie et régulière; quelques cellules cartilagineuses font saillie en dessus de la masse générale; quelques-unes sont isolées au milieu de la substance fondamentale osseuse, caractérisées par leur capsule cartilagineuse (Pl. vi, fig. 5); enfin il en est quelques-unes qui sont à peine déterminées comme cellules cartilagineuses, leur capsule est à peine marquée; il y a aussi quelques cellules osseuses au niveau des dernières ou un peu plus extérieurement.

Si, suivant la travée cartilagineuse, nous approchons du tissu fibreux générateur, on voit que le passage du périchondre, recouvrant

la tête articulaire, au périoste, n'est pas brusque et sans intermédiaire, mais graduel. Les tissus osseux ou cartilagineux jeunes se ressemblent beaucoup, passent de l'un à l'autre sans qu'on puisse faire de distinction. Certaines cellules du tissu générateur sont encore englobées au milieu de la substance osseuse et y revêtent les caractères de cellules cartilagineuses, et c'est ce qui explique la présence de pareils éléments le long de la travée cartilagineuse. Certaines de ces cellules n'arrivent pas à se différencier aussi nettement que les autres, et c'est ce qui cause les variétés d'aspect qu'elles présentent.

Ainsi donc le tissu fibreux générateur présente une région mixte où il n'est bien franchement ni périostondre ni périoste, et où son produit participe également de l'os et du cartilage. Cette zone présente fixés les caractères qui n'apparaissent que d'une façon transitoire dans les deux premiers cas que nous avons étudiés. Dans ceux-ci, le tissu formateur subissait une évolution, ici il conserve ces mêmes propriétés, mais ces propriétés diffèrent suivant le point que l'on considère. En allant de la tête articulaire vers le corps de l'os, on retrouve les stades qu'a parcourus le périoste des arcs branchiaux du Brochet.

La calotte cartilagineuse permanente des bases des arcs vertébraux inférieurs des Cyprinidés présente sur sa surface externe des particularités analogues à celles de la pièce précédente (Pl. vi, fig. 9). Le tissu fibreux qui s'insère sur le bord d'accroissement de cette calotte cartilagineuse passe latéralement au périoste vertébral. Au niveau du passage, les propriétés du tissu générateur sont encore mixtes et se traduisent par une modification analogue à celle observée chez *Tetrodon reticulatus*, quoique moins nette. En effet, le cartilage n'est pas séparé de l'os par un trait partout net et continu, le cartilage montre des sortes de dentelures qui s'avancent dans le tissu osseux; on voit aussi de petits îlots cartilagineux noyés au milieu de l'os; enfin on rencontre un assez grand nombre de cellules cartilagineuses complètement isolées dans l'os, caractérisées par un petit nuage de substance fondamentale cartilagineuse, ou simplement par la nature de leur capsule dans laquelle le corps cellulaire est rétractile. En certains points nous avons rencontré des cellules étoilées, à trois ou quatre branches, plus comparables, par conséquent à des cellules osseuses qu'à des cellules cartilagineuses, mais dont

la périphérie était marquée par un trait net, dont la coloration indiquait bien nettement la nature cartilagineuse (Pl. VI, fig. 10).

La signification de cette zone limite est la même que celle de la tête articulaire de *Tretodon* ; c'est une *substance intermédiaire à l'os et au cartilage*, produite par un tissu fibreux qui tient aussi du périchondre et du périoste.

On sait que les pièces squelettiques qui soutiennent les *lamelles branchiales des Poissons* présentent en leur milieu une lamelle cartilagineuse ; celle-ci, au point d'insertion de la lamelle sur la branchie, s'élargit de façons variables suivant les espèces que l'on considère. Ce cartilage est formé uniquement de cellules bien développées à substance fondamentale réduite à leurs capsules (Pl. VI, fig. 6 et 7). C'est le type si répandu chez les Cyclostomes, décrit par RENAULT comme *cartilage à stroma capsulaire*, tandis que MÜLLER, LEYDIG, KÖLLIKER l'appellent « *Zellige Knorpel* » et que STUDNICKA (1) le désigne sous le nom de « *Parenchymknorpel* ». Pourtant, chez certains types, les parois cellulaires peuvent devenir un peu plus épaisses, et l'on a plutôt un cartilage hyalin à substance fondamentale peu développée.

Si nous faisons sur une coupe transversale l'étude d'une de ces lamelles, nous voyons que la partie centrale est formée par une masse arrondie de ce cartilage à stroma capsulaire (*nche*) ; les cellules y sont étroitement pressées les unes contre les autres, de sorte que la substance fondamentale forme un réseau à mailles polyédriques. Sur ses côtés interne et externe, il passe à une lamelle cartilagineuse plus mince et plus étendue, en général, du côté externe que du côté interne. Chez *Trachypterus* la lamelle reste entièrement cartilagineuse. Chez *Acipenser ruthenus*, ce squelette cartilagineux continue longtemps à s'accroître et se calcifie ; plus tard, à sa périphérie, les caractères cartilagineux de sa substance fondamentale disparaissent, les cellules sont un peu comprimées. Chez *Orthogoriscus mola* il en est à peu près de même. Chez la plupart des Poissons osseux, le squelette axial cartilagineux doit céder son rôle de soutien à des parties ostéoïdes (*horny rods*, de GUNTHER). Cette substance ostéoïde se dépose surtout sur les parties supérieure et inférieure du cartilage.

(1) STUDNICKA : Ueber Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen *Arch. für Mikr. Anat.*, 1897.

Les lamelles interne et externe se prolongent jusqu'à la périphérie de la pièce squelettique et leur couche génératrice se confond avec le périoste de l'ensemble. Ces lamelles sont encore formées du cartilage à stroma capsulaire, mais non pas comprimé, comme dans la baguette centrale (*che*) ; au contraire, les cellules ont des contours arrondis, mais sont allongées dans le sens de la lamelle branchiale ; elles sont, de plus, un peu aplaties, de telle sorte qu'elles se montrent, sur une coupe transversale, comme de petites cellules rondes ou un peu ovales, et sur les coupes longitudinales elles sont au contraire fusiformes, parfois très allongées. De plus elles ne sont pas très étroitement serrées les unes contre les autres, elles sont même parfois assez écartées, et, comme leur substance fondamentale cartilagineuse est limitée à la capsule, elles sont séparées les unes des autres par de la substance ostéoïde. Vers la partie externe, cette lamelle cartilagineuse très mince n'a guère que l'épaisseur d'une cellule (Pl. VI, fig. 6), et l'on ne voit sur les coupes transversales qu'une sorte de chapelet de cellules cartilagineuses, isolées en certains points dans la substance ostéoïde. Le côté interne de la lamelle est un peu plus large ; si nous l'étudions par exemple chez *Mullus surmuletus*, nous trouvons qu'elle présente plusieurs rangs de cellules. Ces cellules sont parfois très éloignées de la masse principale ; elles peuvent être très aplaties, peu distinctes (*cchd*) ; la capsule devient de moins en moins nette et finit par disparaître complètement, en passant par des stades où l'on ne voit autour de la cellule qu'une très mince membrane présentant les réactions de la chondrine. Le protoplasma et le noyau deviennent clairs, peu distincts. Considérées par rapport à la masse cartilagineuse principale, ces cellules ont l'air de s'égrainer dans la substance ostéoïde, et de subir en même temps une dégénérescence, une sorte de fonte graduelle, de leur capsule d'abord, de leur corps cellulaire ensuite.

Pourrait-on admettre que ces aspects sont dus à l'ossification directe du cartilage, par transformation en tissu ostéoïde de sa substance fondamentale tandis que les cellules subiraient une atrophie progressive et une disparition finale ? Il nous semble que cette opinion ne peut pas se soutenir. La substance fondamentale de ce cartilage est réduite à ses capsules, tandis qu'elle forme toute la masse dans le tissu ostéoïde. De plus, la partie cartilagineuse centrale présente le même diamètre sur toute sa longueur et

la partie proximale, formée à un âge plus jeune, ne pourrait pas avoir été plus large. La membrane squelettogène, primitivement périchondre, a perdu ses propriétés pour devenir périoste, sauf sur ses bords interne et externe, en des zones très limitées: Cette démarcation n'a pas pu être bien nette; le périoste n'a pas perdu complètement les propriétés primitives du périchondre, et il produit de temps en temps une cellule qui peut acquérir une capsule, ou rester incomplète; le périchondre n'a pas non plus une activité continue, et parfois il produit de la substance ostéoïde. Les quelques cellules dépourvues de capsule ont la même matrice que le cartilage, et, considérées à ce point de vue on doit les rapprocher de ce tissu; mais, rigoureusement parlant, c'est aussi de l'os, puis qu'il y a même constitution de la substance fondamentale et même présence de cellules. *Il est évident que nous avons ici un point de contact entre les deux espèces de tissus.*

Si nous considérons maintenant la partie élargie, par laquelle ces lamelles s'insèrent sur l'arc branchial, nous verrons des phénomènes du même ordre, mais compliqués à cause de la forme irrégulière qu'y présente le cartilage (Pl. VI, fig. 8). En certains points le cartilage arrive jusqu'au niveau de la couche ostéogène et là il a une croissance continue. Dans les parties intermédiaires le périchondre est au contraire devenu périoste et forme de la substance ostéoïde; on observe encore dans cette substance diverses sortes de cellules calcifiées, comme celles que nous avons décrites tout à l'heure, (*cchd*).

Le tissu intermédiaire que nous venons de rencontrer est constitué par de la substance fondamentale de tissu fibreux ossifiée et par des cellules cartilagineuses à capsules calcifiées. *Il a donc morphologiquement la valeur de fibro-cartilage ossifié.* Mais il n'est ici qu'un tissu de transition; nous allons maintenant le rencontrer comme formation abondante et continue.

Dans une espèce de *Chaetodon* que nous n'avons pas pu déterminer, le bord postérieur de la ceinture scapulaire était formé d'un cartilage particulier en voie de continuel accroissement. La partie que nous représentons (Pl. VI, fig. 11) est une coupe en un point où le cartilage est moyennement étendu; sur d'autres coupes il est plus réduit, ou bien encore il occupe une aire beaucoup plus vaste. Ce n'est pas un cartilage hyalin, mais bien un fibro-cartilage très caractérisé; les cellules sont en certains points

parfaitement ordonnées en séries séparées par des faisceaux fibrillaires. Les capsules de ces cellules cartilagineuses sont très nettes, colorées d'une façon intense ; parfois, dans une même série, il y a une teinte nuageuse de chondrine entre les différentes cellules qui la composent ; cette teinte, plus claire que la capsule, indique une infiltration légère de substance cartilagineuse. En approchant du bord d'accroissement, les capsules s'éclaircissent, puis on trouve simplement des cellules rondes sans capsules, et enfin on arrive au tissu fibreux d'enveloppe de la pièce squelettique ; ce tissu a en ce point la valeur d'un périchondre, et l'on peut suivre facilement tous les stades de formation du fibro-cartilage. Celui-ci est manifestement calcifié à partir de la zone où les capsules cartilagineuses sont fortement indiquées et bien colorées. Le tissu fibreux intercellulaire est également ossifié.

Sur les bords de la formation les cellules sont plus rares, plus espacées, ont perdu leur capsule cartilagineuse ; elles sont complètement isolées au milieu de la substance fondamentale ostéoïde élaborée par le périoste qui est en continuité directe avec le périchondre. Ces cellules, isolées au milieu de la masse ostéoïde, ne peuvent même plus être considérées comme cellules cartilagineuses, puisqu'elles n'ont plus leur capsule, et pourtant il est incontestable qu'elles appartiennent absolument à la même formation ; il y a une parenté très étroite entre tous ces éléments. D'autre part, elles ne diffèrent des cellules osseuses que par l'absence de prolongements anastomosés, et aussi par leur forme à peu près sphérique ou polyédrique. On voit nettement, dans la figure que nous avons représentée, que l'isolement de ces cellules, le déchiquetage de la masse fibro-cartilagineuse, ne peuvent pas être dus à une action médullaire modificatrice. Nous avons représenté deux formations haversiennes, l'une volumineuse, l'autre beaucoup plus petite (*sh*) ; ces formations ont bien érodé une partie de la masse, mais franchement, comme à l'emporte-pièce ; et aucune des parties situées en dehors de la ligne nette qui les délimite extérieurement n'a été touchée par le processus de remaniement. Dans les coupes où le fibro-cartilage est plus étendu, les systèmes de HAVERS tiennent une place beaucoup plus grande ; presque toute la partie centrale a été remplacée par de l'os secondaire, et c'est sur les bords seulement que l'on peut voir des cellules isolées du reste de la masse.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil sur les faits que nous venons de décrire, nous voyons que nous avons observé quelques formes d'ossification rappelant certaines descriptions données par les auteurs et interprétées comme ossification directe du cartilage. BRUCH, dans le noyau cartilagineux de l'angle du maxillaire inférieur d'un embryon de Brebis de 4 cm. 5, décrit le passage du cartilage à l'os : sur le bord du cartilage, les espaces intermédiaires entre les différentes cellules cartilagineuses s'accroissent par un plus grand dépôt calcaire, tandis que les cellules deviennent dentées; le véritable os est partout relié au cartilage par un tissu de passage, caractérisé sur ses bords comme os et à l'intérieur comme vrai cartilage. Les changements de forme des cellules cartilagineuses n'ont lieu que très lentement, et l'on trouve encore, loin du cartilage, des cellules à forme si faiblement anguleuse que l'on ne sait si ce sont des éléments cartilagineux ou osseux; l'auteur considère cet arrangement comme l'indice d'une ossification métaplastique; mais il nous semble plus simple d'y voir, comme nous l'avons fait pour la succession des tissus rencontrés chez les Poissons, les traces d'une substitution lente des propriétés ostéogènes aux propriétés d'abord chondrogènes du tissu fibreux d'enveloppe. — Il nous semble que l'on pourrait peut-être aussi considérer comme une variation du même ordre les changements de structure indiqués et figurés par JULIN dans l'ossification du cartilage de MECKEL [80, Pl. III, fig. 1]. SHAFFER, pour l'apophyse coronoïde, décrit une disposition qui ressemble beaucoup à la formation de la lamelle branchiale des Téléostéens, et l'interprétation qu'il en donne concorde avec celle que nous avons admise; il l'appelle ossification péri-chondrale.

Nous avons été favorisé, pour l'étude de cette ossification péri-chondrale par l'absence des corpuscules osseux dans certains des os que nous avons étudiés. Cette particularité, constituant un caractère distinctif de plus entre le cartilage et le tissu ossiforme, nous a permis de préciser encore mieux les passages de l'un à l'autre, et nous pouvons rejeter toute idée de transformation directe du cartilage, à cause de la disparition complète des cellules dans la substance ostéoïde. *Le cartilage calcifié et l'os périostique sont deux tissus qui passent de l'un à l'autre, comme le cartilage ordinaire et le tissu fibreux, par une série d'intermédiaires. Mais ce passage ne se fait pas d'une façon génétique; l'un de ces tissus*

ne paraît pas pouvoir se transformer dans l'autre, car la calcification semble les fixer dans leur état; pour qu'ils changent de propriétés, leur retour à un état embryonnaire et muqueux, et leur décalcification semblent être nécessaires. C'est ce que nous avons vu se produire dans l'ossification endochondrale.

Le cartilage calcifié, le tissu fibreux ossifié du périoste et les tissus qui les relient entre eux par leur structure sont homologues. Ils se succèdent bien dans le développement ontogénétique, mais ils ont tous la signification de pièces squelettiques primaires. *Toute formation osseuse endochondrale est d'un degré plus élevé que l'os périostique; elle est l'homologue seulement des canaux de Havers qui se forment dans la substance osseuse périostique.*

Nous pouvons nous demander si l'on peut observer, dans le développement phylogénétique, une succession des tissus cartilagineux, fibro-cartilagineux et fibreux ossifiés, analogue à celle que nous avons rencontrée dans l'ontogénèse. Cela nous amène à étudier en détail la signification du double cône vertébral osseux des Téléostéens.

RELATIONS ENTRE LES MODES DE DÉVELOPPEMENT DES CORPS VERTÉBRAUX DES GANOIDES OSSEUX ET DES TÉLÉOSTÉENS.

Le mode de formation des doubles cônes vertébraux diffère beaucoup chez les divers groupes de Poissons, et son étude est importante car elle touche de près aux relations qui existent entre ces groupes eux-mêmes.

La colonne vertébrale des *Sturionidés* apparaît sous la forme cartilagineuse et persiste à cet état pendant toute la vie. Elle est essentiellement constituée par les bases des arcs supérieurs et inférieurs et par des pièces intercalaires; il n'y a pas de corps vertébraux proprement dits. Le tout se forme à l'extérieur de la gaine externe de la corde qui conserve son intégrité pendant toute la vie. On peut considérer cette constitution comme très primitive, immédiatement supérieure à celle des Cyclostomes. Comme elle est parfaitement connue et décrite, nous ne nous y arrêterons pas.

Chez les *Téléostéens*, nous avons vu que les vertèbres se forment par l'ossification, d'abord indépendante, du tissu fibreux périchordal et des bases des arcs vertébraux, puis du tissu intermédiaire à ces deux formations [98].

Le développement de la colonne vertébrale des Ganoïdes osseux n'a pu être étudié que chez *Lepidosteus*, par GEGENBAUR [67] d'abord, par BALFOUR et PARKER [82] ensuite. Des faits observés par ces auteurs, il résulte que la formation de la colonne vertébrale commence et se continue en dehors des gaines de la corde qui demeurent intactes pendant longtemps et ne sont détruites ensuite que lorsque le développement est très avancé : « *Weder aus der Chorda, noch aus deren Scheide gehen Theile des definitiven Wirbelkörpers hervor* ». Le tissu cartilagineux forme un cylindre continu, dans la partie caudale ; puis une segmentation se produit, qui donne naissance aux têtes articulaires et à leurs cavités d'insertion. L'ossification endochondrale commence comme nous l'avons indiqué plus haut et s'avance d'une façon continue vers le cartilage articulaire. Dans le tronc, le cartilage se dispose en deux crêtes neurales et deux hémiales, appuyées par leur base sur l'élastique externe, et des anneaux cartilagineux intervertébraux en continuité avec les parties précédentes. Il y a donc, au niveau des corps vertébraux, quatre parties où les gaines ne sont pas recouvertes par du cartilage et où l'os se dépose directement contre la corde. D'autre part, un dépôt osseux périostique entoure la vertèbre et préside à son épaissement. La corde disparaît probablement par étirement dans les espaces intervertébraux, par destruction médullaire dans les corps vertébraux. Le tissu fibrocartilagineux spécial qui, nous l'avons dit, relie les surfaces d'articulation de deux vertèbres successives, passe à la périphérie au tissu fibreux périostique ; celui-ci va sans interruption d'une vertèbre à l'autre. Si nous étudions la périphérie du disque intervertébral, il y a une région où l'os d'origine périostique est en contact avec le cartilage, mais le passage est brusque, et nous n'observons pas une zone d'état indécis, comme nous en avons décrit une dans le maxillaire inférieur de *Tetrodon*.

Il est difficile de considérer les vertèbres de *Lepidosteus* comme présentant un état primitif. Du moment qu'au cours du développement la corde est détruite pour donner naissance à un axe vertébral plein, sans cavités intervertébrales, on s'éloigne de la constitution habituelle des Poissons, même les plus voisins de *Lepidosteus* : *Amia* et *Polypterus*. Il y aurait un grand intérêt à étudier le développement des vertèbres de ces deux genres ; malheureusement cela n'a pas été fait jusqu'à présent. Pourtant certains faits

permettent de combler en partie les lacunes de nos connaissances à ce sujet. GEGENBAUR indique que, chez *Polypterus*, la gaine de la corde est recouverte d'une couche cartilagineuse; ce fait prouve que la première ébauche des vertèbres devait être de cette nature : « *Da um die Chordasheide noch eine Knorpelschichte sich vorfindet, so wird die erste Anlage des Wirbelkörpers durch diese gegeben sein* ». GRASSI [82], chez un jeune animal de la même espèce, n'a vu le cartilage que près de l'articulation : « *In un Polittero lungo dodici cm., il doppio cono era del tutto osseo nella parte trasversale mediana della vertebre, e nelle parte estreme di questa possedeo un strato di cartilagine; quale precisamente riposava a ridosso delle membrane della corde* ». Ces deux observations se complètent mutuellement; l'une montre que la première formation contre la corde est cartilagineuse, que le corps vertébral embryonnaire est probablement formé de cartilage; par la seconde, nous voyons qu'il y a probablement une formation continue de cartilage dans la région d'articulation, comme il en est chez *Lepidosteus*.

La présence de cartilage indiquée chez *Polypterus* se retrouve chez *Amia calva*, où il est même plus développé; il est étonnant que LUDWIG SCHMIDT [92], qui s'est occupé des vertèbres de cet animal, ne mentionne pas le fait.

Nous commencerons par la description du cartilage des vertèbres d'*Amia calva*, dont il est plus facile de comprendre la disposition. Ainsi que l'indique SCHMIDT [92], elles ont la disposition commune à la plupart des Téléostéens. Le corps vertébral secondaire est aussi formé par les bases des arcs et le tissu fibreux interposé. L'auteur allemand considère seulement comme probable l'ossification indépendante, aux dépens de la gaine cellulaire externe, de la zone particulière qui revêt directement le double cône. Comme le fait est connu pour tous les Téléostéens étudiés jusqu'à présent, ce n'est pas s'aventurer beaucoup que de soutenir cette opinion.

Sur des coupes longitudinales d'un fragment de colonne vertébrale d'*Amia calva*, étudions la zone d'insertion du ligament intervertébral sur le double cône (Pl. VI, fig. 12). Ce ligament est très épais, plus épais proportionnellement que chez les Téléostéens, et l'angle que forment entre elles les parois des doubles cônes de deux vertèbres consécutives est plus aigu que chez ces Poissons. A

la partie externe, ce ligament s'insère sur le double cône suivant le mode habituel; mais, à sa partie interne, le ligament acquiert des caractères particuliers; au lieu des cellules aplaties du tissu fibreux, *il possède entre ses faisceaux des cellules rondes et rétractiles disposées en files. En arrivant au niveau de l'insertion sur la vertèbre, ces cellules rondes passent à des cellules cartilagineuses vraies, présentant autour d'elles une petite zone capsulaire de substance cartilagineuse calcifiée.* Dans la partie la plus interne, le cartilage ainsi constitué est assez compact, formé de traînées cartilagineuses calcifiées séparant des faisceaux fibreux ossifiés (fig. 12 *chc*); vers l'extérieur les cellules sont plus éloignées les unes des autres. Mais la partie la plus intéressante est la zone limitante externe de ce fibro-cartilage ossifié (Pl. VI, fig. 13). Là, les cellules cartilagineuses, nettement délimitées par leur zone de chondrine, sont beaucoup plus clairsemées. Il y en a quelques-unes qui ne présentent qu'à un degré très minime les caractères de cellules cartilagineuses; quelques-unes enfin, mêlées aux autres ne possèdent aucune espèce de zone différente de l'os qui les englobe (*chi*).

Le tissu cartilagineux ou fibro-cartilagineux ossifié ainsi constitué ne persiste pas longtemps; il est détruit de même que le cartilage des calottes articulaires des vertèbres de *Lepidosteus*, par un bourgeonnement vasculo-médullaire; puis des systèmes de Havers s'édifient (*Sh*), renfermant entre eux quelques systèmes intermédiaires fibro-cartilagineux. Ces systèmes intermédiaires sont très nettement délimités, et aucune confusion ne saurait être possible entre les îlots qu'ils constituent et les cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse que l'on voit se former par l'ossification du double cône. — A la partie tout à fait interne, le cartilage se prolonge sur une longueur beaucoup plus grande, jusqu'à la partie médiane de la vertèbre où des traces en persistent toujours.

Chez *Polypterus*, les vertèbres ont avec celles d'*Amia* une très grande ressemblance; pourtant le cartilage est plus réduit, il s'avance moins loin vers la partie médiane, et, en allant vers l'extérieur, il cesse plus rapidement; il est moins facile, aussi, d'observer tous les termes de passage. Malgré cela les caractères de fibro-cartilage ossifié se montrent avec une grande netteté; le tissu

fibreux à cellules rondes du ligament intervertébral est très développé; des cellules de cartilage, isolées entre des faisceaux, se voient très distinctement. Les deux modes de formations sont absolument équivalents.

Il nous semble déjà, par ces observations chez *Amia* et *Polypterus*, que la différence entre les Téléostéens et les Ganoïdes osseux se montre moins grande qu'avant; nous avons établi que *le double cône est constitué par l'ossification soit d'un fibrocartilage, soit d'un tissu uniquement fibreux, avec des termes de passage entre les deux*, et non d'un cartilage hyalin comme chez *Lepidosteus*.

Mais nous pouvons pousser plus loin notre comparaison, et certains Téléostéens nous permettent d'établir une homologie beaucoup plus grande.

Nous avons déjà décrit, dans notre mémoire précédent [98], la formation très particulière du double cône osseux du genre *Thynnus*. Cette région est occupée par une masse qui présente au premier coup d'œil l'apparence d'un cartilage (Pl. VII, fig. 1); cette substance est due à l'accumulation d'une grande quantité de cellules cartilagineuses dans la substance du double cône; ces cellules sont surtout abondantes à la partie interne; elles sont entourées d'une capsule nette et il existe entre elles de la substance cartilagineuse mêlée, sous forme de travées, aux faisceaux fibreux osseux (Pl. VII, fig. 3). A la partie externe, au contraire, ces cellules sont plus éloignées les unes des autres, formant de petits groupes ou tout à fait isolées. On observe des formes de transition entre ces cellules et celles du ligament intervertébral; en se dirigeant vers ce dernier, on voit en effet des groupes de cellules manifestement encapsulées, à protoplasma rétractile, mais dont la capsule ne présente plus les caractères de la chondrine; plus près encore du ligament, on voit des capsules encore rondes et volumineuses, mais qui n'ont plus de capsule nette; enfin on passe aux cellules ordinaires du ligament (Pl. VII, fig. 2).

A sa partie interne, cette masse cartilaginiforme se poursuit très loin vers la région médiane de la vertèbre; mais à la fin il est difficile de juger de sa répartition, à cause des formations secondaires qui prennent sa place; on en voit encore dans les systèmes intermédiaires, quand ceux-ci correspondent à la

formation du ligament intervertébral ; mais plus tard il ne reste plus que des systèmes intermédiaires haversiens, et on ne trouve plus trace de cartilage. A la partie externe, les cellules cartilagineuses deviennent de plus en plus rares (Pl. VII, fig. 1) et sont mêlées de cellules osseuses ; c'est la région où l'on trouve la plus grande diversité de formes, on y rencontre même de véritables *cellules godronnées* (Pl. VII, fig. 4).

Nous avons émis l'hypothèse que ces cellules cartilagineuses pouvaient peut-être disparaître ou se transformer en cellules osseuses ; mais nous ne croyons plus pouvoir penser que cette évolution puisse avoir lieu. On reconnaît bien une succession des formes des cellules, mais c'est seulement une succession dans leur apparition et non l'indication des états divers parcourus par une même cellule. *La formation en question correspond à l'ossification in toto d'un fibro-cartilage* et ressemble absolument à ce que nous décrivions plus haut pour les Ganoïdes osseux. Il n'y a même pas, chez le Thon, une réduction de la formation de *Polypterus* ou même d'*Amia*. Il y aurait le plus grand intérêt à connaître la constitution des jeunes corps vertébraux de *Thynnus*, mais il ne nous a pas été possible d'en avoir à notre disposition.

Cette formation fibro-cartilagineuse du Thon est d'autant plus intéressante que ce Poisson est un Acanthoptérygien bien évolué, adapté à la vie pélagique, et l'on se demande comment un état aussi primitif de la colonne vertébrale s'est conservé chez cet animal, alors que chez *Scomber*, par exemple, il n'y a pas trace de cartilage dans le double cône, et que tous les Physostomes étudiés n'en montrent pas non plus.

Il est vrai que nous avons pu observer chez le même animal un état analogue dans les articles des petites nageoires qui se succèdent à la partie dorsale de la queue. Ces articles se rattachent entre eux par des ligaments fibreux, et, à l'insertion de ces ligaments, on voit aussi des cellules cartilagineuses, semblables à celles des doubles cônes vertébraux ; il y a donc là peut-être l'indication d'une tendance particulière du tissu fibreux du Thon à se transformer en fibro-cartilage en s'ossifiant. Mais il nous semblerait difficile, cependant, de ne pas admettre une relation entre la formation de ses vertèbres et celles des Ganoïdes.

Nous avons pu, dans le double cône vertébral, suivre la

résorption partielle du fibro-cartilage ossifié destinée à préparer l'ossification secondaire. On voit les faisceaux se résoudre, dans le tissu médullaire, en leurs fibrilles constitutives et les capsules cartilagineuses s'ouvrir et laisser se mêler leur contenu aux cellules médullaires. Donc, *fonte de la substance fondamentale et mise en liberté des cellules*: ce sont les mêmes phénomènes que dans l'ossification endochondrale.

Nous avons pu retrouver une formation du même ordre mais beaucoup plus réduite dans les vertèbres de *Mullus surmuletus* (Pl. VII, fig. 5). Le fait est intéressant chez ce Poisson, car il ne possède pas de cellules à l'intérieur de ses os, formés seulement de substance ostéoïde. Pour cette raison, les cellules cartilagineuses que l'on y observe sont beaucoup plus nettes. Ces cellules ne forment nulle part une masse importante, pouvant donner l'illusion d'une région purement cartilagineuse. L'aspect est plutôt semblable ici à celui de la partie la plus externe de la même région chez le Thon. Les cellules encapsulées sont isolées, ou réunies par petits groupes de deux ou trois. On voit aussi d'autres cellules à capsule très mince, montrant très affaiblies seulement les réactions de la chondrine.

Chez *Balistes viridescens*, nous avons encore rencontré quelques cellules cartilagineuses dans la même région; elles sont peut être un peu moins nombreuses encore que chez *Mullus surmuletus*, et sont disposées par files de deux ou trois dans l'intervalle de deux faisceaux fibreux.

GRASSI [8] a décrit chez deux exemplaires de Brochet des formations cartilagineuses dans le double cône. Chez cet animal, le cas n'est évidemment pas normal, car il ne l'a pas retrouvé dans d'autres exemplaires; nous n'en avons pas non plus rencontré la moindre trace.

Il est curieux de voir ce mode d'ossification dans des cas tout à fait isolés, chez des espèces très différentes, alors qu'il n'y en a pas dans des groupes voisins. Ainsi il n'y en a point chez *Scomber*; chez cinq espèces de *Balistes* et quatre de *Tetrodon* nous n'en avons point trouvé. Il s'agit donc là d'une *structure en voie de disparition*, irrégulière dans ses manifestations ainsi que cela se passe en général dans les cas semblables. Elle n'en est que plus intéressante, car nous pouvons y voir une relation très grande avec les *Ganoïdes*. Il nous semble que nous pouvons nous figurer tous

les termes de passage dans la substitution des doubles cônes uniquement fibreux, tels que ceux des Téléostéens, aux corps vertébraux entièrement cartilagineux, dont proviennent ceux des Ganoïdes osseux. — *Nous pouvons voir aussi, dans l'ensemble des Poissons à squelette entièrement périchordal une succession phylogénétique dans le mode d'ossification d'une même pièce squelettique : l'ossification uniquement fibreuse succède, chez les Téléostéens, par des stades intermédiaires tels que celui de Mullus surmuletus à l'ossification fibro-cartilagineuse de Polypterus ou Amia, comme chez ces derniers animaux, la partie périphérique à ossification fibreuse du double cône succède à l'ossification fibro-cartilagineuse centrale.*

Revenons maintenant aux groupes inférieurs de Poissons, pour y examiner toujours le développement du même organe. Dans la gaine de la corde de *Chimæra monstrosa*, J. MÜLLER [38] signalait des anneaux d'une substance osseuse, ayant une structure analogue à celle de la couche fibreuse elle-même, avec des faisceaux fibreux et des cellules allongées. LEYDIG indique que la gaine de la corde de cet animal est formée d'un tissu fibreux ferme, à striation concentrique, montrant des cavités allongées; une partie de ce tissu se calcifie en s'imprégnant de sels calcaires et les cavités deviennent ainsi des sortes de corpuscules osseux. D'après HASSE [82], cet organe comprend, en dedans de l'élastique externe, trois couches: une interne, formée de fibres ordonnées concentriquement et radiairement, et contenant des cellules disposées de la même façon; une externe, composée de *procartilage* à substance fondamentale nettement fibrillaire et à cellules rondes; enfin une zone moyenne comprend du procartilage disposé en doubles cônes calcifiés, à cellules fusiformes et étoilées.

Sur des coupes transversales de la colonne vertébrale de ce Poisson, on voit en effet une zone moyenne calcifiée, formée de faisceaux fibrillaires circulaires, entre lesquels sont situées des cellules fusiformes assez allongées. Ces cellules paraissent être capables de se multiplier par division transversale, car on voit souvent des divisions incomplètes. *Les éléments de ce tissu sont donc, en somme ceux de l'os véritable*; une substance fibreuse ossifiée et des cellules. Il ne se développe pas sous l'influence d'ostéoblastes; mais nous avons vu que ces derniers ne sont pas indispensables à une formation osseuse lente. On peut faire

cependant une distinction bien nette sur la signification réelle de cet os. Chez les Holocéphales, en effet, comme chez les Sélaciens et les Dipnoïques, au cours du développement, la gaine élastique de la corde est ouverte à la base des arcs, et, par ces ouvertures pénètrent des cellules de ces bases des arcs. Par conséquent, le tissu de la gaine de la corde est composé de la substance propre de cette gaine et de tissu d'origine mésodermique; ce dernier acquiert peut-être une prédominance sur l'autre, mais il n'en est pas moins vrai que le tissu de la gaine ne correspond pas exactement à un tissu fibreux ordinaire. *Il faut faire cette restriction quand on compare les anneaux calcifiés à de l'os.*

Il faut faire une remarque analogue en ce qui concerne les Sélaciens. Les corps vertébraux se développent encore, ainsi que l'a montré KLAATSCH [93], par migration des cellules des arcs à l'intérieur de l'élastique; mais aussi bien au point de vue anatomique, puisqu'il se forme des corps vertébraux bien différenciés, qu'au point de vue histologique, les phénomènes sont plus compliqués que chez les Holocéphales. La partie centrale est formée d'un cartilage hyalin; c'est elle qui est la première ossifiée; plus en dehors vient un fibro-cartilage, à cellules entourées d'une belle capsule cartilagineuse, puis un tissu fibreux à cellules rondes. La calcification s'étend plus ou moins suivant l'âge de l'individu et son espèce. Ces tissus n'ont pas la valeur morphologique exacte de cartilage ou de fibro-cartilage ordinaires, mais ils en ont tous les aspects. Le tissu fibro-cartilagineux ossifié a la même apparence que celui des corps vertébraux d'*Amia* ou de *Thynnus*. Si donc on faisait abstraction de leur situation à l'intérieur de l'élastique, ces tissus se présenteraient comme la persistance d'un état inférieur des Ganoïdes osseux, la formation s'arrêterait au stade de tissu fibreux à cellules encapsulées. Si, à cause du mode de développement, nous ne pouvons pas établir une comparaison trop rigoureuse, il n'en reste pas moins que nous avons ici *l'indication d'une même tendance du tissu fibreux à se substituer au cartilage quand le tissu doit être ossifié.*

Chez *Chimæra monstrosa*, la gaine de la corde n'a acquis qu'une structure fibreuse; mais, à cause de l'état si primitif de la corde, nous devons penser que c'est un état inférieur; les éléments mésodermiques émigrés dans la gaine n'ont pas pu se transformer complètement en cellules cartilagineuses, c'est à peine s'il y a une

légère teinte rappelant les réactions de la chondrine ; chez *Protopterus*, les cellules immigrées dans la gaine diffèrent encore davantage des cellules cartilagineuses, mais nous n'y trouvons pas du tout de calcification.

En résumé, si nous nous reportons à ce que nous venons de rencontrer, nous ne pouvons qu'être frappés de la régularité de la succession des tissus calcifiés. *L'ordre suivi par la formation du tissu osseux dans certaines pièces du squelette d'un animal répète point par point ce que l'on observe pour un os donné dans toute son évolution phylogénétique.* L'homologie de ces différents tissus conjonctifs ossifiés est complète, mais il y a entre eux cette différence que le tissu osseux fibreux semble être une forme plus parfaite et qui tend à prédominer de plus en plus sur les autres variétés. Si nous songeons, d'autre part que le périchondre est généralement formé de tissu fibreux et que celui-ci, matrice du cartilage, présente à l'égard de ce dernier un caractère primitif, il semble que l'on peut admettre dans l'ossification une sorte d'accélération ; ce phénomène est cause *que le tissu s'ossifie à un état inférieur de développement, quand l'animal est ontogénétiquement ou phylogénétiquement plus évolué* ; c'est une tendance analogue à celle que nous avons vu régir la réduction de la structure fibreuse dans les systèmes de Havers.

REPARTITION DES DIVERS MODES D'OSSIFICATION.

A la fin de nos études sur les différents modes de développement des tissus squelettiques des Poissons, il nous est permis de nous demander s'il y a lieu d'établir des distinctions entre les différentes pièces osseuses suivant leur mode de développement ; nous devons rechercher également si nous avons la possibilité d'assigner à ces tissus une origine déterminée.

L'idée d'établir une distinction entre les parties superficielles et profondes du squelette se présente assez naturellement à l'esprit, et depuis longtemps certains observateurs ont cherché à l'affirmer sur des bases solides.

LEYDIG avait indiqué que les os de recouvrement de la tête, chez le Polyptère, ont la constitution des écailles [53]. WILLIAMSON

[49-51] démontra aussi que les os de la tête des Ganoïdes correspondent à une fusion d'écailles placoïdes. GEGENBAUR [75] généralisa ces données, et fit voir que le squelette superficiel du crâne a la même constitution que le squelette cutané de tout le corps. DUGÈS [44], JACOBSON [35] montrèrent que les os de recouvrement se correspondent chez les Vertébrés et KÖLLIKER [49] soutint que la différence entre ces os et les os cartilagineux était essentielle et que l'on pouvait comparer entre eux seulement des os de même origine. HERTWIG [75] étudia le mode de développement, par fusion des plaques de ciment des dents, des os de la cavité buccale des Batraciens; pour lui aussi, on ne peut établir aucune confusion entre les os secondaires et primaires, entre les « *Hautknochen* » et les « *Knorpelknochen* ». WALTHER [82] défendit une opinion analogue, disant qu'il ne lui avait pas été possible d'établir un passage entre les deux sortes d'os. Au contraire HUXLEY [75] doute qu'il y ait une distinction nette entre ces deux groupes. GEGENBAUR [67] arriva à conclure que tous les os primaires proviennent d'une ossification périchondrale du squelette primordial et sont par conséquent des os de recouvrement. Cette opinion est évidemment exagérée, car tous les os à modèle cartilagineux se développent de la même façon; cela revient donc à supprimer toute distinction dans le mode de développement des os sans être entré dans l'intimité du phénomène. SAGEMEHL [83], dans le crâne d'*Amia calva*, montra que certains os sont à la fois « *Hautknochen und primäre Knochen* ». SCHMIDT-MONNARD [83] nous apprend que certains os, tels que le squamosum du Brochet, primitivement cutanés, acquièrent ontogénétiquement des relations avec le crâne primordial. GRASSI aussi aborda la question des rapports entre le cartilage et l'os [81, 82]: les os de la colonne vertébrale, contrairement aux idées de KÖLLIKER et HERTWIG, se développent en grande partie aux dépens du cartilage. KLAATSCH [90] pense aussi qu'il ne faut pas établir de différence entre les divers os. Le développement du tissu osseux se fait de la surface du corps vers l'intérieur: « Les faits sont assez établis pour qu'aucune personne » familiarisée avec la morphologie du squelette des Poissons ne » doute de sa pénétration des parties périphériques dans le squelette » central. Par HERTWIG, GEGENBAUR et moi, l'origine du tissu » osseux a été placée dans les formations écailleuses de la peau et, » de ces parties, le tissu de soutien, suivant les voies des septa

» périchordaux, arrive contre le squelette central, atteignant ce » dernier à un stade où les formations cartilagineuses des arcs sont » déjà développées ».

Nous avons dit que, ni par la structure de sa substance fondamentale, ni par la nature des éléments cellulaires qui y sont enfermés, les parties de l'une des régions du squelette ne peuvent être différenciées de l'autre. *Il en est absolument de même en ce qui concerne le mode d'ossification*: le double cône d'un Téléostéen s'ossifie d'une façon très analogue à des écailles de Ganoïdes; la corne frontale de *Chimaera monstrosa*, qui est bien superficielle, a une ossification périchondrale; les formations secondaires peuvent se rencontrer dans toutes les parties ou n'exister nulle part, etc.

Il faut réellement reconnaître que certains os superficiels sont bien formés par l'union des plaques basales de séries de petites dents, et les données de GEGENBAUR et HERTWIG sont parfaitement exactes; mais leurs généralisations sont trop considérables.

Du reste, y a-t-il réellement une tendance si nette du tissu osseux à se diriger vers l'intérieur? Le squelette dermique des *Triglidés* ne correspond pas, à proprement parler, à des écailles, mais bien à des ossifications sous-cutanées qui se sont rapprochées de l'épiderme: les écailles véritables ont disparu. Chez les *Plectognathes*, les aiguillons de différentes sortes ont une origine intradermique et ne correspondent pas, par leur structure, à des écailles placoides, mais ils deviennent tout à fait superficiels et finissent par se montrer comme de véritables dents. Chez les *Ganoïdes* osseux, la plaque osseuse qui constitue la majeure partie de l'écaille se forme loin de l'épiderme et l'on ne peut pas la considérer sans hypothèse comme provenant des petites écailles placoides qui la recouvrent; cette plaque osseuse finit aussi par devenir tout à fait superficielle et par prendre la place des petites productions sous-épidermiques qui revêtaient primitivement la peau de ces animaux.

Ces faits nous indiquent l'importance qu'a, pour les Poissons, la présence d'une couche protectrice superficielle. Cette importance nous explique alors pourquoi, soit dans le cours du développement ontogénétique, soit pendant l'évolution phylogénétique, les os les plus superficiels apparaissent les premiers. Mais vouloir que toutes les pièces du squelette en proviennent, comme par une sorte de bourgeonnement, cela nous semble assurément exagéré.

Nous avons du reste montré l'équivalence du cartilage, du fibro-

cartilage et du tissu fibreux ossifiés. Or les deux premiers de ces tissus se montrent chez les Sélaciens, et cela sans aucune relation avec le squelette externe, puisque les parties intermédiaires ne sont pas ossifiées ou ne s'ossifient que plus tard. Ce qui est vrai, c'est que le tissu ossifié se montre, dans les différents points du squelette, d'une façon indépendante des autres et qu'il apparaît le plus tôt là où il est le plus nécessaire pour remplir une fonction de soutien ou de protection. Chez les jeunes animaux, la fonction de soutien est déjà remplie par la corde; il n'y a besoin qu'un peu plus tard de pièces accessoires; il n'en est pas de même de la protection, qui se manifeste de très bonne heure. C'est pourquoi les différents organes qui concourent à l'assurer se forment très tôt. Plus tard, chez les animaux moins exposés, tels que les *Amphibiens*, chez lesquels la protection de la peau est moins nécessaire, c'est le besoin de manger qui se fera sentir le premier. C'est pourquoi, chez ces animaux, ce sont les dents qui se montrent d'abord, et immédiatement à leur suite les os formés à leur base, par la fusion de leurs plaques basales, afin de donner aux plaques masticatrices une plus grande solidarité.

Nous avons vu que, dans la croissance d'un os, les cellules du tissu conjonctif se transforment en ostéoblastes au moment où cet os approche d'elles. Il y a donc une sorte de marche progressive, dans la différenciation de la fonction ostéoblastique; des cellules voisines de l'os déjà formé acquièrent la propriété de contribuer à son expansion. C'est pourquoi le développement osseux semble s'étendre à partir des premiers points où il a commencé; mais nous avons vu que ces points peuvent être divers, et se trouver dans les parties les plus superficielles aussi bien que dans les plus profondes de l'organisme.

RÉDUCTION D'OSSIFICATION.

Les os de certains Téléostéens sont beaucoup plus mous que ceux que l'on rencontre habituellement dans ce groupe. Chez certains *Plectognathes*, chez *Trachypterus*, *Lophius*, *Cyclopterus* et des Poissons des grandes profondeurs, les os peuvent se couper avec un scapel et ne sont pas plus durs que du cartilage. Nous pouvons nous demander à quel genre de structure correspond cet état physique.

Il y a longtemps déjà que l'on a appelé l'attention sur l'aspect particulier des os de l'*Orthogoriscus*. QUECKETT le premier [55] les

décrivit et l'idée qu'il s'en faisait est assez exacte : les os sont formés de fines lamelles de matière calcaire, fortement unies entre elles par un tissu fibreux blanc et desquelles partent de nombreuses fibres à la façon de poils ou de cils. Il faisait rentrer ce Poisson ainsi que *Lophius* dans celui de ses groupes dont l'endosquelette est composé de tissu fibreux et d'os.

KÖLLIKER consacra également une note à l'os de l'*Orthagoriscus* [58^{bis}]. D'après lui, ce serait un mélange de plaques ossifiées de substance ostéoïde et d'un cartilage mou à cellules rares. Une grande quantité de longues fibres partent des plaques osseuses et se répandent dans le cartilage où elles s'entrecroisent.

LEYDIG [66], dans son Histologie comparée, décrit ces os dont il rapproche ceux de *Cyclopterus* et *Trachypterus*. Mais son examen, comme il le dit lui-même n'a pu porter que sur quelques fragments : « Au microscope, on voyait sur des coupes en travers et en long de » plus grosses masses cartilagineuses qui se composaient de cellules » cartilagineuses claviformes, avec un petit noyau brillant comme » de la graisse. De ces centres de cartilage partaient des feuillets » minces d'une ossification radiaire (on les voyait à l'œil nu comme » des stries blanchâtres). L'espace contenu entre eux était inter- » rompu par des septa obliques, formant des compartiments remplis » de cellules cartilagineuses délicates et d'une masse gélatineuse » transparente. Sur plusieurs coupes, et au milieu du noyau cartila- » gineux on croyait voir un vaisseau sanguin. Dans les feuillets » osseux, on apercevait de petits interstices dépourvus de noyaux et » comparables aux corpuscules osseux ».

DUMÉRIL [56] considéra aussi comme cartilage fibreux le tissu squelettique de ces Poissons et vit, dans sa constitution, une raison suffisante pour les séparer des autres Téléostéens sous le nom de *Chondrostiches*.

HARTING [68], dans l'étude complète qu'il fit de l'*Orthagoriscus*, fit de son squelette une étude histologique très attentive qui, malgré sa date éloignée, est le meilleur travail que nous possédions sur ce sujet. Pour lui, la structure est bien voisine de celle des autres Poissons osseux et les différences ne sont qu'apparentes. Il y a bien du cartilage, dans le squelette, mais il est complètement distinct de l'os et, quoique ce dernier ressemble au cartilage par son peu de dureté, il n'en a ni la composition chimique ni la structure histologique, mais se rapproche par ses qualités de la substance

osseuse véritable. Le cartilage est formé de chondrine ; l'os donne au contraire à l'ébullition de l'osséine, comme celui des autres animaux. Le tissu osseux est disposé en lamelles très minces, formant des aréoles que remplit une matière hyaline, transparente : « On n'y aperçoit dans la très grande majorité des cas aucune trace » de cellules. Je n'en vis que dans une section d'un des rayons » branchiostèges, et encore y étaient-elles très rares. La substance » hyaline, à cet endroit, montre encore la particularité d'avoir des » stries concentriques environnant des espaces à peu près circulaires, » remplis d'une substance semi-transparente ». Cette substance hyaline est de l'osséine non calcifiée. Les lamelles sont la seule partie du tissu calcifiée et on y voit une structure fibreuse avec des fibres de 4 à 8 μ . On trouve encore dans l'os des fibres particulières, partant de chacune des surfaces des lamelles. Ces fibres peuvent se bifurquer, quelquefois à plusieurs reprises et se terminent en pointe très fine. On peut voir leur section sous forme de petits cercles au milieu de la matière hyaline : « Ce sont probablement ces petits » cercles qui ont été regardés par M. LEYDIG et CLELAND comme » des cellules cartilagineuses. La méprise est en effet facile et moi-même m'y suis trompé d'abord. Mais l'erreur se reconnaît aussitôt » que l'on prend une section dans une autre direction ». L'auteur rapproche ces fibres des fibres élastiques. Des papilles du péri-chondre pénètrent dans le cartilage et ensuite forment de l'os. Si l'on étudie une surface d'ossification, on voit le périoste montrer des mamelons. Ces papilles périostiques sont formées de tissu conjonctif qui présente au point d'activité un état embryonnaire ; là, la substance est granuleuse, très fine avec des cellules elliptiques ou fusiformes, sans prolongements ni parois distinctes. La substance hyaline est un produit de sécrétion des papilles périostiques ; elle est extra-cellulaire, comme l'osséine des os des autres Vertébrés, mais elle ne s'ossifie que d'une manière intermittente. Les fibres élastiques prennent aussi naissance dans les mamelons du périoste, et l'auteur indique que ces fibres ne sont que la continuation de prolongements qui naissent d'une cellule du tissu conjonctif, ce qui établit leur analogie avec les canaux de la dentine.

L'auteur décrit encore la structure des os de *Cyclopterus*, *Lophius*, qui sont formés d'un système aréolaire renfermant entre ses lamelles un tissu conjonctif. Chez *Diodon* et *Tetrodon*, l'os est beaucoup plus dur ; cependant, il y a des aréoles contenant un tissu

conjonctif fibreux qui s'ossifie dans certains os en renfermant des cellules.

Nous discuterons, quand l'exposé de nos observations nous aura mis à même de le faire, les données d'HARTING. Nous pouvons dire dès maintenant qu'elles se rapprochent beaucoup de la réalité, et nous pouvons nous étonner que, malgré cela, on trouve après lui un certain nombre d'auteurs qui reviennent à l'ancienne conception de LEYDIG et de KÖLLIKER.

C'est ainsi que GÖTTE [81] indique chez *Cyclopterus*, entre les travées osseuses des vertèbres, un tissu renfermant de petites cellules rondes et une substance fondamentale ferme et transparente, d'aspect cartilagineux. Chez *Chironectes*, les cellules de la substance fondamentale cartilaginiforme sont très nettes. Chez *Monacanthus penicilligerus*, il y a un réseau complet de lamelles osseuses, entre lesquelles se trouve partout une belle substance cartilagineuse hyaline claire.

HERTWIG [82], dans les aiguillons cutanés d'*Halieutea stellata*, décrit dans la partie superficielle une substance calcifiée homogène; vers la base, l'aiguillon est percé de quelques cavités occupées par du cartilage; enfin, plus bas, cette pièce est formée de travées, probablement calcifiées, dont les mailles sont remplies par un cartilage transparent à cellules rondes, parcouru par des faisceaux fibreux que l'on voit souvent présenter des ramifications. Chez *Multhe vespertilio*, la partie superficielle des plaques coniques, qui forment le squelette cutané, est encore une substance calcifiée homogène. L'intérieur est occupé par une substance cartilagineuse à cellules vésiculeuses; dans ce cartilage descendent verticalement, en se divisant, des faisceaux fibreux qui partent de la partie superficielle.

GÜNTHER [73] avait étudié la structure du squelette des Poissons des grands fonds recueillis par le Challenger; il parle des particularités qu'elle présente et du fait que leur système osseux est souvent très faiblement développé. Les os sont fibreux, fissurés, caverneux, lâchement unis les uns aux autres, avec très peu de matière calcaire; c'est ce qui se présente chez *Trachypterus*, *Plagyodus*, *Chiasmodon*, *Melanocetus*, *Saccopharynx*. Chez d'autres, le cartilage persiste à un degré considérable. D'autre part, dans la caractéristique du groupe des Plectognathes, il cite le fait que leur squelette est incomplètement calcifié.

GRASSI [82] se borne à résumer les résultats du travail d'HARTING sans donner du squelette d'*Orthogoriscus* une description personnelle.

TROIS [84], dans une description de *Ranziana truncata*, donne une assez longue analyse du travail de HARTING, puis, comparant les os du Poisson qu'il étudie avec ceux d'*Orthogoriscus*, il constate qu'ils concordent parfaitement par tous les traits essentiels de leur structure ; mais *Ranziana* présente un développement plus grand de l'os par rapport au cartilage, et en même temps cet os est plus fortement calcifié, les lamelles ossifiées sont plus épaisses, et la substance hyaline un peu plus réduite.

GÖLDI [84], ignorant probablement les travaux que nous venons d'énumérer, ou ne sachant pas y voir une analogie avec ce qu'il voyait chez *Balistes capriscus*, dit à propos des os de ce dernier animal : « La substance osseuse montre, sur toutes les préparations, » une particularité que je n'ai trouvée chez aucun autre Poisson et » qui, à ma connaissance, n'a été décrite par aucun auteur ». Il indique alors que l'os décalcifié du Baliste laisse reconnaître deux substances différentes : à l'intérieur de la masse de *spongiosa* dont les parois ont une épaisseur assez régulière et se teignent fortement, on trouve une substance qui ne possède pour les colorants qu'une affinité très faible. A un plus fort grossissement, sur des coupes minces, on reconnaît dans cette dernière substance un grand nombre de lignes fines, situées autour d'une grande cavité généralement centrale, mais qui ne peuvent se suivre que rarement sous forme de cercles complets. En outre, on voit un certain nombre de lignes à direction radiaire, mais qui, elles aussi, se rendent rarement du centre au réseau de *spongiosa*. La cavité centrale est ronde ou allongée, suivant la forme du réseau de *spongiosa*. Sur la paroi interne de la cavité, il y a des éléments ronds à contenu granuleux, de grandeurs différentes, et irrégulièrement éloignés les uns des autres. Ça et là, la cavité est un peu excentrique. L'ensemble rappelle un peu la structure que présentent les lamelles spéciales qui entourent concentriquement les canaux de Havers.

GÖPPERT [95], partageant la manière de voir de GÖRTE dont il est l'élève, trouve chez *Monacanthus fronticinctus* du cartilage hyalin renfermé dans un réseau osseux. La pointe des arêtes latérales est purement osseuse, mais près de la pièce basale il y a des cavités contenant du cartilage. Sur un exemplaire plus grand, il y a une

multiplication des cavités et du cartilage qui est tout à fait semblable à celui des pièces basales et des corps vertébraux. Il s'appuie sur cette observation pour en tirer des conclusions anatomiques sur ces arêtes latérales, qu'il fait homologues des côtes supérieures des *Crossoptérygiens*.

Notre attention devait naturellement être attirée sur ces os dont tous les auteurs s'accordent à reconnaître la structure comme au moins très particulière, en même temps qu'elle paraissait évidemment difficile à expliquer, puisque les différentes descriptions concordent aussi peu entre elles.

Nous n'avons pu avoir à notre disposition que deux genres de poissons pêchés dans les grandes profondeurs : *Synaphobranchus* et *Symenchelys*. Mais nous n'avons trouvé chez eux aucune particularité remarquable ; il nous ont semblé concorder entièrement avec la structure habituelle aux Physostomes. Mais nous avons pu examiner les os d'un exemplaire de *Trachypterus* appartenant au laboratoire d'Endoume ; on sait que *Trachypterus* est probablement un animal des grands fonds, quoiqu'on le rencontre généralement flottant à la surface de la mer ; tel était le cas pour notre exemplaire, et il avait vécu un jour en captivité. Les os possèdent les caractères macroscopiques signalés par GÜNTHER, c'est-à-dire qu'ils sont très mous, présentent un aspect fibreux, caverneux, avec si peu de matière calcaire que l'on peut y faire, au rasoir, des coupes assez fines, directement et sans décalcification. Les os minces, tels que ceux de l'opercule, les côtes, ont une constitution semblable à celle des os d'un *Acanthoptérygien* ordinaire. Mais si nous faisons l'étude d'un os plus volumineux, une vertèbre, par exemple, nous verrons immédiatement que la constitution en est très curieuse.

Sur la corde, dont la disposition ne présente aucune particularité, repose directement une couche osseuse très mince, un peu plus épaisse au niveau de l'insertion du ligament intervertébral. S'étendant d'une extrémité à l'autre de la vertèbre, suivant la direction de son axe, courent un certain nombre de lamelles, qui reposent d'un côté sur la couche osseuse de revêtement de la corde et, d'autre part, s'étendent jusqu'à la périphérie. Sur une coupe transversale (Pl. VII, fig. 6), on voit leurs sections disposées comme des rayons de roue (*tro*), qui s'appuient sur le mince cercle osseux entourant la corde (*loc*). Ces rayons ne demeurent pas simples

jusqu'à la périphérie ; à une certaine distance de la corde ils se dédoublent, et les deux traits ainsi formés prennent une course un peu onduleuse, se rapprochant et s'écartant l'un de l'autre ; la plupart du temps, là où les deux traits se sont rapprochés, ils arrivent en contact, ou bien ils s'envoient une petite anastomose. En tous cas, on voit que les deux lamelles issues par division de la première, restent tout à fait solidaires l'une de l'autre. Dans leur intervalle est comprise une moelle lâche, avec des fibrilles irrégulièrement entrecroisées et quelques cellules conjonctives (fig. 85). Les rapports des lamelles primitives entre elles sont, au contraire, beaucoup moins étroits. Ce n'est guère qu'à la base que l'on peut distinguer quelques lamelles anastomotiques. A la périphérie de ces lamelles se voit un très grand nombre d'ostéoblastes amassés contre leur bord, par conséquent autour de l'extrémité du trait qui représente leur section. C'est de cette façon que se fait l'accroissement en épaisseur de la vertèbre. Son accroissement en longueur se produit de la même façon que chez les autres Poissons, aux dépens du ligament intervertébral.

Les lamelles ossifiées sont formées de substance ostéoïde ; on voit à leur surface des noyaux de cellules plates ; il en part un grand nombre de fibres conjonctives qui se répandent dans la moelle interlamellaire.

On comprend qu'un os ainsi constitué serait par lui-même d'une très grande fragilité, et ne pourrait jouer qu'un rôle squelettique très imparfait. Pour remédier à cet inconvénient, la substance médullaire située entre ces lamelles acquiert une fermeté plus grande que cela n'est habituel chez les autres Poissons. Les fibres qui portent des lamelles (Pl. VII, fig. 7) s'enchevêtrent en grand nombre et, par leur feutrage, forment une masse assez dense ; mais il y a probablement aussi une substance interstitielle vitreuse et homogène, d'une consistance assez ferme, analogue peut-être à celle qui donne sa fermeté au tissu muqueux du museau des Sélaciens. On voit encore, disséminés entre les fibres conjonctives, un certain nombre de cellules et quelques capillaires sanguins, qui, venus de la périphérie, s'avancent en direction radiaire vers le centre de la vertèbre. — Le tout est entouré d'une couche fibreuse assez dense, dont les fibres sont la plupart à direction circulaire, mais s'infléchissent aux points de rencontre des lamelles, points d'où elles envoient dans la moelle un grand nombre de faisceaux fibrillaires.

Trachypterus, ne nous montre donc pas une forme nouvelle de substance osseuse ; les lamelles qui constituent ses os sont des lamelles ostéoïdes, comme celles de beaucoup de poissons osseux ; mais ce qu'il y a de particulier, c'est *la réduction de cette substance osseuse et sa disposition régulière, comme aussi la part restreinte qu'elle prend dans le rôle de soutènement de l'organisme, rôle qui est rempli en grande partie par la modification particulière de la moelle.*

Les os de *Lophius piscatorius* sont aussi assez mous, et rentrent dans la catégorie que nous nous sommes proposé d'étudier ici. Ainsi que HARTING l'avait indiqué, ils forment un système aérolaire dont les cavités sont remplies par un tissu conjonctif. Sur la coupe transversale d'une vertèbre, la disposition générale des lamelles osseuses qui circonscrivent ces aréoles est perpendiculaire à la gaine de la corde ; d'autres lamelles croisent les premières transversalement et les réunissent entre elles. Mais quand ces os atteignent une grande taille, cette disposition perd beaucoup de sa régularité. Pour comprendre bien cette disposition, il faut étudier la périphérie de la vertèbre, qui est une zone d'accroissement. On voit, là, un certain nombre de travées faire saillie vers l'extérieur ; ces travées se montrent entourées d'un grand nombre d'ostéoblastes, qui indiquent un état de grande activité végétative. Ces travées sont parfois bifurquées, parfois elles présentent plusieurs branches. Vers leur extrémité elles sont un peu effilées, et les ostéoblastes descendent sur une petite longueur le long de leur surface, ce qui prouvent qu'elles s'épaississent un peu. Sur toute la surface de ces travées s'insère un très grand nombre de fibres et de faisceaux conjonctifs, beaucoup plus volumineux et plus abondants que chez *Trachypterus*, mais qui se ramifient un grand nombre de fois et forment un feutrage serré, donnant encore à la substance médullaire de cet animal une très grande fermeté. Il est encore possible qu'une matière interstitielle, amorphe et vitreuse, soude entre elle toutes ces fibres, mais leur enchevêtrement est tellement inextricable que le tissu ainsi constitué, pourrait bien ne devoir qu'à lui-même sa grande solidité. Il arrive souvent que ces faisceaux conjonctifs s'insèrent sur les travées, en très grand nombre en un même point, et se soudent même entre eux, au niveau de ce point d'insertion. A mesure que l'animal vieillit, cette partie où les faisceaux sont soudés

peut s'ossifier peu à peu, et il y a des endroits assez nombreux où le passage de la substance ostéoïde au tissu fibreux de la moelle se fait ainsi d'une façon progressive et sans limite bien tranchée. Au milieu de ce tissu fibreux se trouvent les vaisseaux sanguins et des cellules conjonctives fusiformes ou branchues, à prolongements aussi volumineux que le corps lui même.

La disposition des os de *Lophius* est ainsi très comparable dans son ensemble à celle que nous avons rencontrée chez *Trachypterus* ; il n'y a évidemment pas identité, mais, ce que nous y distinguons parfaitement, c'est une très grande minceur des travées osseuses proprement dites, avec un état particulier de la moelle, qui donne à cette dernière une consistance suffisante pour compenser, au point de vue de la solidité du squelette, cette grande délicatesse de la charpente ossifiée.

Nous n'avons malheureusement pas pu nous procurer d'os de *Cyclopterus lumpus*, non plus que des os des autres Poissons que nous avons énumérés. Il est probable que la structure de beaucoup d'entre eux se rapprocherait de celle que nous venons d'étudier ; mais peut-être aussi quelques-uns présenteraient-ils de l'analogie avec le mode de constitution que nous allons rencontrer chez les *Plectognathes*, constitution que nous avons pu étudier sur un nombre suffisant d'exemplaires de différents groupes, et dont nous croyons pouvoir donner une interprétation satisfaisante.

Décrivons d'abord l'os de l'*Orthogoriscus mola*, car il présente les caractères particuliers au groupe d'une façon beaucoup plus accusée. Quand nous aurons acquis des notions précises sur sa structure et son mode de développement, nous verrons, par l'examen des autres formes de *Plectognathes*, comment on peut ramener cet os au type normal des *Téléostéens* et quelle est la signification du changement qu'il a subi.

Étudions d'abord une pièce purement osseuse, telle qu'un corps vertébral, ou une des quatre baguettes osseuses parallèles qui forment la partie interne de la ceinture scapulaire (Pl. VII, fig. 9). On peut, comme l'indiquent les auteurs, sectionner ces parties avec une grande facilité et même en obtenir des coupes microscopiques sans préparation préalable ; mais il est préférable d'opérer après décalcification. Dans ces conditions, l'examen le plus rapide suffit à faire voir l'apparence décrite par HARTING, celle d'un réseau de

trabécules osseuses, dont l'intervalle est occupé par une matière hyaline et transparente. Quelques-unes des ces travées sont plus volumineuses que les autres, plus ou moins parallèles, ou divergeant légèrement en éventail ; les principales de ces travées sont généralement normales à la surface de la pièce osseuse. Elles forment une sorte de cloisonnement principal que les travées secondaires plus petites divisent à leur tour en compartiments plus réduits ; mais le tout est loin d'être régulier, ainsi que peut le montrer la figure.

A quoi le réseau de travées que nous voyons sur la coupe correspond-il ? Est-ce à un système de travées véritables, réparti au milieu de la substance fondamentale hyaline, ou, au contraire, voyons-nous simplement des sections de lamelles, formant un système d'aréoles, qui sont remplies par la substance hyaline. Il est certain qu'il y a des lamelles ; HARTING en a parfaitement figuré ; mais ces lamelles ne sont pas entières, elles présentent des fenestrations. Sur les coupes, il arrive parfois de voir de face de pareilles lamelles ; mais si toute la substance osseuse était ainsi disposée, ce dernier cas devrait se présenter plus souvent. Il est probable que l'on a essentiellement un réseau de travées de tailles diverses, s'anastomosant assez régulièrement ; mais ces travées peuvent revêtir toute les formes, depuis celles de simples tiges cylindriques jusqu'à celle de véritables lamelles.

La substance qui constitue ces travées et à laquelle, à l'exemple des auteurs qui nous ont précédé, nous avons donné le nom de substance osseuse, montre effectivement tous les caractères de ce tissu. L'une de ces travées ne diffère en rien, par exemple de celles que nous avons décrites chez *Lophius* et *Trachypterus* ; elle est bien réellement constituée par de la substance ostéoïde, se colore de la même façon, se montre plus ou moins fibreuse suivant l'os que l'on considère. Elles ne renferment pas de cellules en général ; pourtant elles peuvent en contenir parfois, dans des cas sur lesquels nous reviendrons. Comme l'indique HARTING, de chacune des surfaces de travées osseuses partent des fibres particulières qui pénètrent dans la masse hyaline (Pl. VII, fig. 11), se divisent et s'amincissent. Comme leur course est ondulée et qu'elles sont très longues, on ne peut voir leur terminaison. Ces fibres arrivent obliquement contre les travées (Pl. VII, fig. 11) et se poursuivent à leur intérieur où elles sont ossifiées. Leurs caractères d'ossification ne cessent pas d'un seul coup, mais il semble, au contraire, que c'est par une gradation

insensible qu'ils diminuent et disparaissent en s'éloignant du point d'insertion. En un mot, les travées osseuses sont constituées par des fibres ossifiées qui, après un certain trajet, s'étendent dans la substance intertrabéculaire en reprenant peu à peu la constitution de simples fibres conjonctives. C'est donc encore là un état très comparable à celui de *Trachypterus* et *Lophius*, où nous avons vu les nombreuses fibres, s'insérant sur les travées osseuses, présenter des caractères analogues.

Mais la *substance hyaline* intertrabéculaire est la partie la plus curieuse des os qui nous occupent. Il suffit de l'examen le plus superficiel pour se rendre compte qu'HARTING a raison, contrairement à KÖLLIKER, LEYDIG, GÖTTE : *cette substance hyaline n'est pas du cartilage*. Nous n'avons pas refait les analyses d'HARTING, mais il est impossible d'obtenir les réactions électives de la safranine la coloration particulière par l'hématoxyline et un grand nombre de couleurs d'aniline qui sont caractéristiques de la substance cartilagineuse. La principale caractéristique de cette masse, c'est la faible affinité qu'elle présente pour tous les réactifs colorants (Pl. VII, fig. 8-11), l'hématoxyline et les couleurs d'aniline la colorent à peine, ou bien alors donnent à toutes les autres parties de la préparation une teinte extrêmement foncée. Le carmin, après l'action d'un fixateur chromique, est une des substance qui la colorent le mieux et permettent d'en élucider la constitution : parfois on y voit une fine fibrillation, parfois des sections de fibres qui se montrent comme une ponctuation. La grandeur des fibrilles est très variable ; il y a toutes les transitions entre les plus fines d'entre elles et les grosses fibres que l'on voit se détacher des parois des aréoles ; elles peuvent avoir, dans leur ensemble, une même direction ou s'entrecroiser plus ou moins irrégulièrement. En tous cas, elles forment un feutrage assez dense qui donne à la substance hyaline une charpente fibreuse. Si l'on examine un endroit où il existe seulement une fine ponctuation, ce qui indique que les fibrilles sont toutes orientées dans le même sens et qu'elles ont été coupées en travers, on voit que tous les petits points correspondant aux sections des fibrilles sont isolés les uns des autres. Il est probable que les espaces entre ces fibrilles sont remplis par une substance amorphe où ces éléments sont noyés, substance analogue à celle du tissu muqueux ferme.

Il est fort étonnant que HARTING prétende n'avoir vu que très

exceptionnellement des cellules dans cette substance fondamentale, étant donnée l'exactitude de ses autres observations. Les auteurs qui l'ont précédé les avaient pourtant parfaitement vues, bien qu'en se trompant sur leur signification. *Ces cellules sont au contraire très abondantes*, et on en trouve dans toutes les parties du squelette. L'auteur hollandais pense que la croyance à l'existence de ces cellules était due aux aspects présentés par la section transversale des grosses fibres conjonctives; celles-ci, se montrant alors comme de petits cercles auraient pu être comparées à des cellules cartilagineuses. On ne peut que confirmer entièrement l'existence de ces sections de fibres, et il est fort possible, en effet, que certains observateurs les aient prises pour des cellules (Pl. VIII, fig. 3). Mais il y a, à côté d'elles, de véritables cellules, dont le protoplasma et le noyau se colorent d'autant plus facilement que la substance intersticielle est réfractaire à l'action des teintures. Il y a aussi des cas où ces cellules sont appliquées contre les fibres en question et les embrassent même complètement. Sur la coupe, on voit alors nettement la section de la fibre, le noyau et le protoplasma en forme de croissant, dont la partie épaisse correspond à ce noyau, tandis que son contour interne s'appuie sur la section de la fibre.

Les aspects présentés par ces cellules sont éminemment variables; leur abondance, leur forme, leur taille, leurs relations sont autant de caractères qui ne présentent aucune espèce de fixité. — Il y a des points où elles sont peu abondantes; il en est particulièrement ainsi dans les parties anciennement formées. En ces points elles sont également sans relations les unes avec les autres, leur taille est plus faible, elles sont plus arrondies. Dans les parties en voie de formation elles sont plus abondantes, forment de petits îlots de deux à cinq ou davantage (Pl. VIII, fig. 2); elles sont volumineuses. Dans certaines régions, facilement reconnaissables, à un faible grossissement, à ce qu'elles forment des taches plus vivement colorées, un examen attentif montre que la substance fondamentale est plus lâchement et plus grossièrement fibrillaire; là, les cellules sont beaucoup plus irrégulières, nombreuses, abondamment anastomosées; elles se colorent plus vivement que dans les autres parties (Pl. VIII, fig. 4).

Dans les préparations fortement colorées au carmin, on peut voir autour des cellules une petite région claire, arrondie; l'aspect est alors analogue à celui que présentent des cellules cartilagineuses

rétractées dans leur capsule ; mais cet aspect n'est pas net, on n'a pas là une cavité bien délimitée. Avec les autres colorants, nous n'avons pas pu retrouver cette apparence dans les cellules isolées ; mais dans les régions en voie de formation cette même zone claire circonscrit les petits amas de cellules mentionnés plus haut (Pl. VIII, fig. 2). Or, nous le verrons plus loin, ces amas et même les cellules isolées sont des points de formation de la substance intersticielle ; la zone claire correspond probablement à une partie plus jeune et moins colorable de cette masse fondamentale.

Le protoplasma des cellules est loin d'avoir partout la même constitution ; dans les régions lâchement fibreuses, où les cellules sont plus abondantes, le protoplasma, assez vivement coloré, se montre, à un fort grossissement, assez homogène (Pl. VIII, fig. 1) ; les cellules irrégulières ont de nombreux prolongements anastomosés ; parfois elles sont très rapprochées, ou bien encore on voit deux noyaux dans une cellule unique. Dans les autres régions le protoplasma est spumeux (Pl. VIII, fig. 5) ; on voit une série de cercles clairs correspondant à des bulles dont la taille augmente en s'éloignant du noyau. Parfois deux cellules, encore en contact par une très large surface, provenant probablement de la division d'une même cellule, présentent dans leur zone de contact un pareil protoplasma avec de très grosses bulles, plus volumineuses que dans le reste ; dans d'autres, les cercles clairs sont si grands que les deux cellules ne semblent plus unies que par quelques filaments protoplasmiques à trajet arrondi (Pl. VIII, fig. 8, *a b c*). La surface entière de la cellule est entièrement garnie de prolongements du corps cellulaire ; les uns sont assez volumineux et s'étendent loin ; ils servent parfois à établir une anastomose entre deux cellules assez distantes l'une de l'autre ; mais un grand nombre sont très petits, très fins et rendent la surface entièrement épineuse. Ils ont toujours, en effet, la forme d'épine, leur base étant un peu plus élargie ; les espaces qui les séparent les uns des autres sont arrondis et semblent être la continuation des bulles intersticielles de la cellule, comme si ces bulles, augmentant de volume, individualisaient de plus en plus puis isolaient tout à fait les prolongements en question (1).

(1) Ce mode de formation des prolongements protoplasmiques se retrouve pour les éléments du système nerveux, ainsi que l'a décrit récemment OLMER (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, novembre 1899).

Il est absolument nécessaire, pour compléter les notions que nous venons d'acquérir sur l'os de l'*Orthagoriscus*, d'examiner son développement ; le cartilage s'ossifie peu chez la Mole ; nous avons vu l'état auquel s'arrête l'ossification endochondrale. Le *premier dépôt osseux, qui se forme à l'intérieur des canaux médullaires constitués par la résorption du cartilage, est une couche compacte ostéoïde*, semblable à la substance des travées ou des lamelles des pièces osseuses (Pl. VII, fig. 8) ; dans certaines cavités l'ossification s'est arrêtée là ; dans d'autres, plus âgées, on voit en dedans une couche plus ou moins épaisse de masse hyaline ; celle-ci présente une striation concentrique et renferme un certain nombre de cellules ; la fibrillation de la masse hyaline est plus fine que partout ailleurs.

A la périphérie d'une pièce cartilagineuse telle, par exemple, que le demi-cylindre cartilagineux de la ceinture scapulaire, se manifeste une ossification périostique (Pl. VII, fig. 8). *Elle commence par le dépôt d'une lamelle ostéoïde* d'une épaisseur régulière et qui s'étend uniformément sur toute la surface du cartilage ; cette lamelle n'a qu'une faible épaisseur ; on en voit partir une série de travées normales ou obliques par rapport à sa surface, réunies également par des travées transversales. Les premières de ces travées, en arrivant à la surface de la lame osseuse opposée au cartilage, font une saillie très forte au milieu des masses fibreuses environnantes. *La substance hyaline ne se trouve qu'en retrait* par rapport à ces pointes d'accroissement.

Les masses squelettiques qui constituent les épines neurales et hémales ne s'ossifient pas véritablement ; à une certaine distance et parallèlement au cartilage, se trouve une lamelle osseuse (Pl. VII, fig. 10, *l'o*). Celle-ci s'accroît sur ses deux faces, mais notablement plus du côté externe que vers le cartilage. Une lamelle ostéoïde continue s'étend parallèlement au cartilage. Elle offre cette particularité de présenter dans sa partie médiane un assez grand nombre de cellules (*clo*). Ces cellules sont entourées d'une petite zone claire ; il est probable que chacune de ces cellules n'est pas l'homologue d'une cellule osseuse véritable, mais au contraire plutôt d'une petite aréole renfermant une ou deux cellules réunies par un peu de substance hyaline. — Des deux côtés de cette lamelle axiale, s'élèvent des travées suivant une direction perpendiculaire ; vers le cartilage ces travées sont assez courtes, en général simples ;

vers l'extérieur elles sont beaucoup plus longues ; les plus importantes d'entre elles présentent à plusieurs reprises des branches, des bifurcations, parfois de simples bourgeons. Les parties en voie de forte élongation, surtout celles qui sont très branchues et manifestent ainsi un accroissement intense, proéminent toujours beaucoup dans le tissu fibreux environnant. La masse hyaline, très en retrait, se forme pour ainsi dire dans des creux, comme une masse de remplissage des espaces intertrabéculaires. Il est probable que la lamelle axiale est la partie primitivement formée ; les travées qui en partent se développent ensuite pour produire l'épaississement de l'os entier.

A la périphérie de l'une des quatre baguettes osseuses centrales de la ceinture scapulaire, nous voyons le même accroissement intense des travées (Pl. VII, fig. 9). Les plus importantes, celles suivant lesquelles semble être ordonné l'ensemble de la charpente, s'avancent en pointes plus longues dans le tissu fibreux. La matière hyaline se montre encore comme une formation tardive.

L'intervalle des travées de différentes sortes est occupé par un assez grand nombre de vaisseaux.

Portons soigneusement notre attention sur l'une de ces pointes d'accroissement des travées ostéoïdes (Pl. VII, fig. 9) ; nous voyons qu'elle est entièrement recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes, disposés en couche épithélioïde comme c'est le cas général. Là où la croissance est le plus intense, les ostéoblastes sont accumulés sur plusieurs rangs, formant une couche épaisse autour de l'extrémité de la travée. A mesure que celle-ci s'allonge, les ostéoblastes subissent un déplacement latéral et forment une couche sur les côtés ; cette couche est là moins épaisse.

En arrivant au niveau de la ligne où commence la substance hyaline, nous constatons que le bord de celle-ci est également recouvert d'une couche de cellules qui lui forment un revêtement continu (Pl. VIII, fig. 1), semblable à la couche ostéoblastique des travées (*c h y*). Le noyau de ces cellules est net et volumineux ; leur protoplasma granuleux se colore fortement ; elles s'envoient les unes aux autres des prolongements anastomotiques et s'unissent de même aux cellules du tissu conjonctif situées à l'extérieur. *La ligne de ces cellules est absolument continue avec celle des ostéoblastes* (Pl. VIII, fig. 1) ; elles ont l'air, en somme, de constituer une seule et

même couche, appliquée intimement sur les travées ostéoïdes dans les parties où il n'y a pas de substance hyaline, mais séparées d'elles par toute l'épaisseur de cette substance quand celle-ci existe.

Les cellules de la substance hyaline proviennent de cette couche ; il est facile, en différents endroits, de voir la pénétration de quelqu'une de ces cellules par un mécanisme semblable à celui suivant lequel les cellules osseuses pénètrent à l'intérieur de l'os en voie de développement. Mais il y a une différence importante entre ces cellules et les ostéoplastes. Ceux-ci ne se multiplient pas et ne contribuent pas à l'accroissement de l'os ; la seule activité formatrice qu'ils puissent manifester est de pousser peut-être un certain nombre de filaments et de différencier autour d'eux-mêmes et de ces filaments une membrane capsulaire résistante. *Les cellules de la substance hyaline, au contraire, sont capables de multiplication* ; en effet, si l'on examine le voisinage du bord d'accroissement, ces cellules sont surtout isolées, ou groupées par deux ou trois (Pl. VIII, fig. 1) ; les groupes où il y a de quatre à cinq cellules (Pl. VIII, fig. 2) sont situés plus profondément ; enfin nous avons vu que, dans les parties anciennement formées, les cellules sont généralement isolées. Il est donc probable que les cellules englobées dans la masse hyaline commencent par se multiplier, puis cessent à un moment donné. Les zones claires que l'on voit autour de ces amas, le fait que ces cellules se retrouvent plus tard isolées, permettent de penser qu'un accroissement interstitiel de la masse hyaline a lieu, accroissement dû à l'activité propre des cellules. Nous avons vu que certains auteurs avaient comparé cette masse intertrabéculaire à du cartilage ; il est certain que *ce mode d'accroissement est comparable à celui du dernier tissu* ; mais avec la consistance particulière des deux tissus, c'est le seul point sur lequel on puisse établir entre eux une comparaison, et cette propriété ne leur est pas particulière ; on ne peut donc pas leur assigner une étroite parenté.

Dans les parties plus anciennement formées, dans le corps d'une masse osseuse, on voit des espaces médullaires vrais occupés par un tissu conjonctif lâche et renfermant des vaisseaux (Pl. VII, fig. 8 et 9, *cm*). Ces espaces sont généralement bien nettement délimités contre la substance hyaline, et de ce fait celle-ci ne peut pas être confondue avec de la moelle osseuse différenciée d'une façon particulière, comme chez *Trachypterus* ou *Lophius*. Pourtant, les espaces plus colorés, plus fibreux, que nous avons signalés pour l'abondance et la forme

particulière de leurs cellules, ces espaces se rapprochent beaucoup de la moelle ; ils sont intermédiaires par leur aspect entre les deux formations. Il est difficile de dire si c'est de la substance hyaline ayant acquis un caractère particulier, ou si ce sont des points de passage entre ce tissu et la moelle. Le fait n'a qu'une importance relative, même dans le cas où cette dernière hypothèse serait vraie, car nous avons établi que, d'une manière générale et au moment de leur formation, les deux substances sont indépendantes.

En ce qui concerne le mécanisme intime du mode de formation de la substance hyaline, nous pouvons ajouter les indications qu'a pu nous fournir une observation attentive. Examinons dans l'eau le bord d'accroissement d'une préparation colorée à la thyonine ou au violet de méthyle en solution très faible. Le protoplasma des cellules et ses prolongements se colorent en bleu, les fibrilles de la masse hyaline en verdâtre, et l'on voit une *continuité absolue entre ces fibrilles et les prolongements cellulaires*. Il semble évident que ces derniers donnent naissance directement aux fibrilles, que celles-ci sont un produit de transformation de ceux-là. Si alors nous songeons que la surface des cellules présente une infinité de petites épines, surtout abondantes dans les parties de deux cellules contiguës qui se font face, si l'on considère l'abondance des bulles qui rendent spumeux et même réticulaire la périphérie du protoplasma, nous pensons être bien réellement là en présence du mécanisme de formation de l'ensemble : une production abondante de bulles muqueuses qui isolent des filaments protoplasmiques ; ceux-ci se transforment en fibrilles, tandis que les bulles en confluent forment la substance muqueuse amorphe interfibrillaire. Mais nous rentrons là dans le mode général de développement des tissus conjonctifs, et malgré la compétence des auteurs tels que ZACHARIADÈS qui arrivent à une conclusion comparable, nous ne nous sommes pas suffisamment occupés de ces questions pour pouvoir leur donner toute l'importance qu'elles méritent.

La constitution du squelette d'*Ostracion cubicus* rappelle entièrement celle d'*Orthogoriscus* ; les os ont une structure alvéolaire, les intervalles des travées ostéoïdes étant occupés par une masse hyaline tout à fait comparable à celle de la Mole. Il y a pourtant des différences de détail ; du reste, les exemplaires que nous avons eus à notre disposition étaient de petite taille et il y a forcément des

différences entre une vertèbre de deux ou trois millimètres de diamètre et le même os de l'*Orthogoriscus* qui atteint deux centimètres. Les travées ostéoïdes sont plus épaisses, leur aspect est plus massif; la substance hyaline est plus réduite comparativement à la fois aux travées et aux espaces médullaires; les fibres qui la traversent sont très abondantes et très grosses, parfois si nombreuses qu'elles forment la majeure partie du contenu de l'alvéole. On voit encore des cellules au milieu de cette masse muqueuse, mais nous ne pouvons rien dire de leur constitution, l'état de conservation de nos pièces n'étant pas satisfaisant.

Chez les *Balistidés*, on retrouve la substance hyaline, qui constitue cette matière faiblement colorable dont parle GÖLDI. Son abondance varie beaucoup suivant les espèces; elle peut remplir presque complètement les espaces intertrabéculaires ou être, au contraire, extrêmement réduite et même parfois complètement absente. D'une façon générale, les travées ostéoïdes sont beaucoup plus épaisses et aussi plus compactes que chez la Mole; on n'y trouve que très rarement des cellules, et nous n'y avons pas vu de fibres protoplasmiques, comme chez les *Tetrodontidés*.

Sur une vertèbre de *Balistes viridescens*, les doubles cônes sont massifs, épais, au niveau de leurs articulations; ils ressemblent tout à fait à ceux d'un *Téléostéen* ordinaire; sur une certaine épaisseur on ne voit aucune cavité médullaire; puis de très petites cavités allongées suivant l'axe du double cône se montrent, circonscrites par des travées encore volumineuses. Les faisceaux fibreux du ligament intervertébral pénètrent dans ces cavités médullaires et, peu à peu, viennent s'appliquer sur leurs parois; ces faisceaux occupent surtout la partie médiane de la cavité et sont séparés de la paroi par un tissu plus fin. Dans les petits trajets médullaires, on ne distingue pas de substance hyaline contre les parois. Sur une coupe transversale (Pl. VIII, fig. 6), on peut se rendre compte que les arcs sont formés de travées plus volumineuses que le reste de la vertèbre; les espaces intertrabéculaires sont peu développés, à la façon de ce que nous avons vu dans le double cône, avec peu ou pas de matière hyaline. Le reste de la vertèbre, entre les arcs, est formé d'un certain nombre de travées rayonnantes, assez épaisses, composées parfois à leur périphérie; elles ont alors quelques cavités médullaires de faible taille, présentant

une petite quantité de matière hyaline (*cm*). Les espaces compris entre ces travées sont cloisonnés par d'autres travées plus minces, interceptant des cavités médullaires plus étendues que celles que nous avons vues jusqu'à présent (*cm*). Le centre de ces espaces est occupé par de la moelle plus ou moins fibreuse ; entre la moelle et la paroi est la substance hyaline assez abondante. Celle-ci présente bien les caractères indiqués par GÖLDI : elle se colore très faiblement par les réactifs, elle est finement striée circulairement et montre des fibres à direction radiaire. Il est facile de constater que ces fibres sont disposées obliquement par rapport aux parois de l'alvéole, ce qui explique la remarque de GÖLDI qu'on ne peut pas les suivre depuis la moelle jusqu'à la paroi osseuse. Sur les coupes de canaux médullaires effectuées suivant leur longueur, les faisceaux qui occupent le centre de la moelle envoient obliquement des fibres à travers la couche hyaline qui recouvre la substance ostéoïde, fibres qui viennent se perdre dans la masse de celle-ci. On ne voit pas de noyaux cellulaires sur la surface des travées osseuses, mais on en distingue parfaitement sur la ligne de séparation de la substance hyaline et de la moelle. La croissance s'effectue, comme nous l'avons vu chez la Mole, par des pointes d'accroissement des travées ostéoïdes ; mais ces pointes proéminent ici moins fortement ; de même la substance hyaline commence moins loin d'elles ; sa ligne de formation arrive beaucoup plus obliquement contre la travée. On voit très nettement sa couche formatrice se continuer latéralement avec la couche des ostéoblastes. Quelques cellules se rencontrent dans la masse hyaline, dans les points où celle-ci est bien développée.

Comparé à l'os de la Mole, l'os de *B. viridescens* offre un développement beaucoup plus considérable des travées et une réduction correspondante dans la substance fondamentale. Mais la correspondance de ces deux substances et de leurs relations est complète. Il est intéressant de voir ici cette formation commencer moins brusquement ; de plus, la limite entre elle et la travée ostéoïde n'est pas d'une netteté absolue.

Chez *B. Melanichthys*, le système des travées radiaires est plus mince que chez *B. viridescens* ; elles s'élargissent et ne deviennent composées qu'à la périphérie ; les travées intermédiaires sont plus minces et forment des alvéoles plus grandes. La substance hyaline est plus finement striée circulairement, les fibres radiaires sont

moins grosses ; elle est moins développée par rapport au volume de la moelle centrale. Les cellules sont assez abondantes, dans cette masse hyaline ; il ne semble pas qu'elles soient d'ordinaire réunies par des anastomoses ; elles sont plutôt rondes, isolées, comme remplissant des cavités arrondies creusées dans la substance hyaline. ce qui, peut-être, pourrait permettre de les prendre à première vue pour du cartilage, comme l'avait fait GÖPPERT, pour *Monacanthus*. La moelle est granuleuse, compacte, plus ferme que dans l'espèce précédente.

Chez *B. capriscus*, on voit un système de travées très compactes, creusées de petites cavités sériées qui ne renferment que de la moelle vasculaire. Les espaces intertrabéculaires sont cloisonnés par des travées beaucoup plus petites ; la substance hyaline offre le même mode de fibrillation ; elle renferme des cellules.

Dans *B. erythrodon*, les travées sont plus épaisses, la substance hyaline beaucoup moins développée ; on ne rencontre que très exceptionnellement des cellules à son intérieur.

Dans *B. undulatus*, il y a autour de la corde un certain nombre de grosses travées compactes, contenant de petites cavités médullaires où la substance hyaline existe à peine ; on voit même, en certains points très rares, de véritables formations haversiennes. Même dans les aréoles intermédiaires plus vastes, la substance hyaline est très peu abondante et formée tardivement ; elle se borne à tapisser les cloisons et son épaisseur atteint rarement celles de ces dernières. Nous n'y avons pas pu voir de cellules.

Dans la famille des *Tétrodon*idés, les os deviennent plus massifs et compactes ; les travées de certaines parties sont épaisses, et forment des pièces squelettiques se rapprochant tout à fait de celles des autres Poissons ; c'est principalement le cas des vertèbres. Les autres os peuvent au contraire être formés de travées délicates, comme c'est le cas pour beaucoup d'os du crâne. Dans une coupe du maxillaire inférieur de *T. reticulatus*, les travées sont assez minces, allongées (Pl. VIII, fig. 7) ; leur partie libre est recouverte de nombreux ostéoblastes. Les espaces intertrabéculaires renferment une moelle lâche, plus ou moins grossièrement fibreuse suivant les pièces osseuses considérées. Quand les travées sont ainsi peu épaisses, elles sont formées de substance ostéoïde simple (*tro*). Dans les travées plus volumineuses, on trouve quelques cellules osseuses et quelques canalicules dentaires. Il existe, dans certaines alvéoles, une proportion

assez notable de substance hyaline, quoique la quantité en soit toujours moindre que chez les *Balistidés*. Cette substance hyaline est nettement fibrillaire, sans cellules ; du côté de la moelle, elle est revêtue d'un assez grand nombre de cellules. Comme chez les *Balistidés* et *Orthagoriscus*, il n'y a pas de cellules contre la substance ostéoïde ; celle-ci n'est pas nettement délimitée de la substance hyaline. Les fibres médullaires traversent cette dernière pour se porter sur les travées.

Si, partant du fond d'un espace intertrabéculaire, on se rapproche de l'extrémité de travées, on voit l'épaisseur de la substance hyaline diminuer et elle forme alors un simple cordon mince, entre la moelle et la travée. Cette bordure claire, difficilement colorable, est bien caractérisée par le fait qu'elle tient toutes les cellules écartées de la substance ostéoïde et les empêche d'être appliquées sur cette dernière comme dans la majorité des os. Mais ce qui caractérise bien les *Tétrodon**tidés*, c'est que cette mince bordure, en continuité avec les masses plus volumineuses de substances hyaline, se poursuit à l'extrémité des travées en voie d'accroissement, jusqu'au-dessous de la couche des ostéoblastes, (*sfnc*) au lieu de se terminer, brusquement, comme chez *Orthagoriscus*, ou obliquement comme chez les *Balistidés*, à une certaine distance de cette extrémité.

Dans toutes les parties osseuses existe cette bordure claire ; elle représente, sur le pourtour de toutes les travées, la substance hyaline si développée dans les groupes que nous avons étudiés d'abord. La structure fibreuse en est manifeste. Sur la ligne d'élongation du double cône vertébral, elle est formée par la portion la plus superficielle de ce double cône. Nous connaissons le mode de formation de celui-ci, par ossification du ligament intervertébral, par conséquent la zone claire est également formée par une portion des faisceaux de ce dernier.

Nous avons vu que, dans une travée osseuse quelconque en voie d'accroissement, la partie superficielle, immédiatement au-dessous des ostéoblastes, se présente comme une bordure claire ; cette apparence est due à ce que l'ossification est moins avancée que dans les parties plus anciennes. Chez les *Tétrodon**tidés*, la bordure claire, située en dessous des ostéoblastes à la même signification, mais elle est plus développée (*sfnc*). Chez les Poissons des autres groupes, en redescendant le long de la travée, les anciens ostéoblastes perdent leur activité, en même temps que la substance osseuse est ossifiée

jusqu'à leur niveau. En perdant leur activité ils s'aplatissent, s'étalent et deviennent les cellules que nous avons décrites comme cellules propres de la substance ostéoïde. Chez les *Tétrodon**tides*, elles conservent probablement encore un peu leur activité et continuent l'accroissement de la travée, mais elles ne le font que faiblement, et incomplètement en ce sens que la substance ainsi formée ne se calcifie pas ; ce dernier fait explique pourquoi la travée calcifiée a une épaisseur uniforme en ses différentes parties, tandis que la faible couche non calcifiée qui la recouvre à son extrémité s'épaissit peu à peu et acquiert une importance notable dans les parties anciennes. Chez les *Balistides*, cette formation hyaline secondaire a acquis plus d'importance, plus d'autonomie, car on ne distingue pas nettement, au niveau des ostéoblastes la zone claire non calcifiée ; mais au contraire ceux-ci, au lieu de ne conserver qu'une activité très faible, montrent encore une vigueur assez grande et donnent à la travée une épaisseur beaucoup plus considérable que son épaisseur primitive ; mais cet épaississement ainsi acquis secondairement n'aboutit pas à la calcification et forme la masse hyaline fibreuse qui recouvre les travées. Enfin, chez *Ostracion*, chez *Orthogoriscus*, ce processus est poussé à ses dernières limites ; les travées restent d'une grande minceur et s'accroissent très rapidement, comme pour établir à la hâte une charpente de l'os. Les ostéoblastes qui se continuent à leur surface arrivent alors, à un moment donné, à reprendre une nouvelle activité, mais dirigée vers un but différent ; elles manifestent avec une très grande activité la fonction d'épaississement ; cette action s'opère vite, afin de combler les vides énormes laissés par le rapide accroissement des travées. La hâte avec laquelle s'exécute ce processus explique pourquoi le tissu formé reste à l'état fibro-muqueux, pourquoi aussi, afin de hâter la croissance par un développement intersticiel, les cellules englobées dans le tissu muqueux continuent à se multiplier et à produire de la masse muqueuse.

Si nous comparons ce mode de consolidation des os à celui qui se rencontre chez *Lophius* ou *Trachypterus*, nous y voyons une différence capitale ; chez ces derniers Poissons, la consolidation de l'édifice, le remplissage des vides de la charpente, sont simplement dus à une modification du tissu médullaire. Chez les *Plectognathes* au contraire, la masse de résistance possède des connexions beaucoup plus immédiates avec le tissu osseux ; ses cellules génératrices sont

une adaptation secondaire des ostéoblastes. Chez les Balistidés, les Tétrodon-tidés, où ce processus n'est pas très actif, la constitution de cette couche l'identifie avec la substance ostéoïde, mais elle n'a pas parcouru les derniers stades de modifications chimiques qui aboutissent à la calcification de cette substance. *La formation de la matière hyaline représente la continuation de celle des travées elles-mêmes ; mais cette action n'aboutit pas à la formation d'os vrai. Elle correspond, s'il nous est permis d'employer cette expression, à de l'os non ossifié.*

Le processus s'arrête, chez les Tétrodon-tidés, à un stade parcouru rapidement par les travées en voie de croissance ; il prend un caractère différent dans les autres groupes, et aboutit à remplir les vides et à donner aux os une constitution beaucoup plus solide que s'ils restaient simplement trabéculaires, mais en les laissant, semble-t-il, dans un état d'infériorité vis-à-vis des pièces squelettiques où la formation trabéculaire atteint un degré moins élevé. Les Plectognathes sont ainsi amenés à avoir un squelette d'une consistance tout à fait analogue à celui des Poissons cartilagineux ; et il est curieux de voir, dans l'ossification endochondrale, le phénomène de remaniement arriver à remplacer une partie du cartilage par une substance qui n'en est pas bien différente au point de vue de ses propriétés physiques.

Dans les plaques masticatrices de *Chimaera monstrosa* (fig. du texte 1, p. 314), contre chacune des deux surfaces, existent des formations particulières, arrondies, que HILGENDORF désigne sous la dénomination de « *Perlschnüre* » (Pl. II, fig. 7) ; plongées dans la substance osseuse, elles forment des lignes verticales parallèles entre elles : « Ce sont des corps nettement délimités, dans » lesquels s'arborisent des canalicules courant plus ou moins parallèlement à la périphérie du petit noyau, en s'enfonçant vers le » centre ». Vers le milieu, leurs extrémités convergent dans des lacunes. L'auteur allemand compare ces petits corps à des germes dentaires restés embryonnaires et emprisonnés dans l'os.

Nous ne nous prononcerons pas sur l'homologie de ces « *Perlschnüre* ». Mais, au point de vue histologique, nous ne pouvons pas confirmer entièrement les données de HILGENDORF, et nos divergences d'interprétation proviennent probablement de ce que cet

auteur n'a pas eu à sa disposition de préparations décalcifiées et convenablement colorées de cet organe.

La description de l'arrangement général de ces petits noyaux est parfaitement exacte. Mais, sur des pièces décalcifiées, on voit qu'ils sont constitués par une masse entièrement fibreuse. De grosses fibres partent de la périphérie (Pl. II, fig. 8), constituée par une lamelle osseuse analogue aux autres travées qui remplissent la plaque masticatrice. Ces fibres se continuent parfaitement avec celles de la substance osseuse; elles sont souvent volumineuses à ce niveau et vont en s'amincissant vers le centre, mais non directement. Leur ensemble forme un feutrage. Du reste, ce petit corps n'est généralement pas calcifié; les plus gros faisceaux fibreux le deviennent peu à peu à leur partie externe.

On n'observe pas de matière protoplasmique, à l'intérieur de ces masses; ni cellules, ni prolongements cellulaires. Mais il y a toujours quelque partie où la masse fibreuse n'est pas entourée par la lamelle osseuse (Pl. II, fig. 7); là se trouve une assez grande quantité de cellules médullaires envoyant parfois dans le corps de la « *Perlschnüre* » quelques fibres protoplasmiques, mais que l'on ne peut pas homologuer à des fibres de dentine telles que les entend HILGENDORF dans sa description.

Il nous semble plus conforme à la réalité de considérer ces formations comme du même ordre que les masses de substance hyaline des Plectognathes: ce sont des masses conjonctives non ossifiées en continuité directe avec une alvéole osseuse dont elles comblent une grande partie de la cavité. L'épaisseur de la zone osseuse non encore calcifiée qui recouvre toutes les travées de cette plaque masticatrice montre une ressemblance avec l'état des *Tetrodon*; la délicatesse de ces travées exige la présence de masses de renforcement, et les *Perlschnüre* constituent des sortes de coussinets au-dessous de la surface masticatrice.

Mais, nous le répétons, nous n'infirmos nullement par notre description l'interprétation morphologique de HILGENDORF.

DE LA CLASSIFICATION DES TISSUS SQUELETTIQUES

Certains des auteurs qui se sont occupés d'une façon un peu générale des tissus de substance dure se sont efforcés d'en établir une classification. Nous allons jeter un coup d'œil sur les différents

groupements qui ont été proposés et nous nous efforcerons d'en déterminer la valeur.

L'exposé des différents faits que nous avons énumérés au cours de ce travail nous a permis de voir d'une façon évidente l'existence d'une foule d'intermédiaires entre les différentes constitutions que nous avons exposées. Aussi tous les auteurs que nous allons passer en revue s'accordent à reconnaître cette diversité et les gradations reliant les divers types qu'ils prennent comme termes de leurs classifications; pour tous, la dentine et l'os sont des tissus de la même famille, dont les variétés se rattachent les unes aux autres. Nous pourrions nous demander si les détails de structure, par lesquels ils caractérisent leurs groupes, sont de même ordre; s'ils représentent, par exemple, les divers stades parcourus par un tissu en voie d'évolution, ou s'ils sont marqués par les différenciations particulières d'un même élément.

OWEN, le premier, dans son *Odontography*, distingua trois variétés du seul tissu constant que l'on rencontre dans les dents, c'est-à-dire de la dentine. Il y a d'abord la « *dense or unvascular dentine* »; c'est la variété la plus élevée, la plus parfaite. Sa modification la plus simple est celle où la pulpe ne se calcifie pas entièrement et forme des canaux vasculaires dans le tissu; c'est la « *vaso-dentine* ». Les dents traversées ainsi par des canaux vasculaires peuvent avoir des significations différentes: il y a d'abord des plaques représentant une série de denticules fusionnés: *Pristis*, *Myliobatis*. Ces cavités pulpaires peuvent avoir des anastomoses, et l'on arrive à la structure des *Chimæridés*. Dans la deuxième modification, les canaux médullaires sont moins régulièrement équidistants et parallèles que dans la première, plus souvent anastomosés: *Cestracion*, *Ptychodus*, *Psammodus*. On arrive ainsi à la troisième variété, l'*Ostéodentine*: elle est traversée par un réseau de canaux médullaires, en continuité avec ceux de l'os basilaire: *Lamna*, *Dictyodus*, *Sphyræna*, *Anarrhicas*. La ressemblance de l'ostéodentine avec l'os est très étroite. En ce qui concerne ce dernier, OWEN établit bien des différences entre les aspects que l'on trouve chez les différents Poissons, suivant la plus ou moins grande dilatation des « *plasmatic canals* », mais il ne va pas plus loin.

Ainsi, pour cet auteur, *dentine*, *vasodentine*, *ostéodentine* sont des termes de même valeur, l'os est une quatrième forme, plus différente, de tissu calcifié. Or la dentine et la vaso-dentine se

distinguent l'une de l'autre en ce que cette dernière représente un plissement, une complication de la précédente acquise par le développement ; mais l'une et l'autre sont caractérisées par des prolongements protoplasmiques des cellules formatrices. Dans l'ostéodentine la complication de la formation vasculaire est plus grande, mais tantôt il y a des prolongements protoplasmiques, tantôt ces derniers manquent ; il n'y a donc pas d'unité au point de vue de la teneur en éléments vivants. Dans l'os, il n'y a d'unité ni dans l'ordonnance de la charpente calcifiée ni dans la nature des éléments qu'elle contient, il y a, entre les tissus osseux, plus de variétés qu'entre les tissus dentaires, et cependant OWEN n'en fait qu'un seul groupe. Enfin il laisse dans l'oubli un grand nombre de types ; sa classification ne satisfait donc pas aux conditions d'homogénéité que nous avons demandées.

QUECKETT [93] divise d'abord le squelette en deux grandes sections : l'*endosquelette* et l'*exosquelette*. Nous avons fait remarquer qu'à aucun point de vue, histologique ou histogénétique, une pareille distinction ne pouvait se justifier. Il établit ensuite un certain nombre de sections dans chacun de ces grands groupes.

1° ENDOSQUELETTE :

- a. Endosquelette composé de tissu fibreux et d'une substance hyaline ressemblant au cartilage (*Amphioxus*).
- b. Cartilage cellulaire et tissu fibreux (*Myxine*, *Petromyzon*).
- c. Cartilage et fibro-cartilage (*Chimæra*).
- d. Cartilage, fibro-cartilage et os (*Acipenser*, *Raja*, *Spinax*).
- e. Cartilage recouvert entièrement ou en partie d'une croûte osseuse (*Torpedo*, beaucoup de Sélaciens).
- f. Tissu fibreux et une forme particulière de cartilage (*Vogmarus*).
- g. Tissu fibreux et os (*Lophius*, *Orthogoriscus*).
- h. Os.

2° EXOSQUELETTE :

- a. Tissu fibreux sans écailles (*Cyclostomes*, *Chimæra*).
- b. Peau épaisse avec écailles circulaires isolées (*Blennius*, *Anguilla*).
- c. Écailles flexibles, molles (*Esox*, *Perca*).

d. Ecailles osseuses montrant des lacunes (*Thynnus*, *Ostracion*, *Ganoïdes*, *Callichthys*).

e. Dents dermiques (Sélaciens).

f. Epines allongées.

g. Epines en rapport avec les nageoires.

L'énumération de ces types indique la confusion absolue qui existe entre tous leurs caractères; les distinctions portent sur la présence ou l'absence de l'os, sa combinaison avec les différents autres tissus; elles sont plutôt anatomiques qu'histologiques.

KÖLLIKER établit le premier les bases d'une importante distinction entre les formes du tissu osseux [74]; cette distinction est fondée sur la présence ou l'absence de cellules ou de canalicules dentaires. Dans le « Handbuch der Gervebelehre » il établit cinq variétés :

1° *Os vrai*; Reptiles, Oiseaux, Amphibiens et certains Poissons.

Il y a dans cette forme des différences dans la nature des cellules qui peuvent être de simples aiguilles (*Thynnus*) ou richement branchues (Clupéidés).

2° *Tissu osseux composé de dentine*, comme dans beaucoup d'aiguillons de nageoires.

3° *Tissu osseux à cellules osseuses et canalicules dentaires*: *ostéodentine* (écailles des Ganoïdes);

4° *Tissu osseux sans cellules osseuses ni canalicules dentaires*: *osteoid substanz*;

5° *Forme intermédiaire entre la substance ostéoïde et la dentine*, c'est-à-dire une *substance ostéoïde renfermant quelques canaux dentaires* (*Chaetodon*).

Si nous supprimons cette dernière division qui ne semble pas bien justifiée, si nous nous rappelons aussi que bien souvent l'os à soi-disant canicules dentaires est simplement de la substance ostéoïde, la classification adoptée par KÖLLIKER présente au moins l'avantage d'être homogène. C'est la nature des parties vivantes enfermées dans la substance fondamentale qui sert de base à la formation des groupes. Toutes les variétés que nous sommes exposés à rencontrer sont admises. Mais les relations génétiques des

différents tissus ne le préoccupent pas ; il ne s'occupe pas non plus des structures plus compliquées, telles que la vaso-dentine d'OWEN, telles que la présence ou l'absence de canaux médullaires. Il est donc incomplet au point de vue de la disposition de la charpente osseuse.

CH. TOMES [84], ne s'occupant que des tissus dentaires ne pouvait forcément pas être complet. L'os ne rentre pas dans sa classification. Mais il aurait pu y comprendre la *vitro-dentine*, qui occupe une place si importante chez les Poissons. Il ne parle pas non plus du tissu particulier des dents d'*Amia*, ce qui se comprend du reste à cause de la rareté de cette variété. Ayant découvert la structure spéciale des dents des *Gadidés*, il appliqua à ce tissu la dénomination de *vaso-dentine*, l'enlevant un peu à la légère aux tissus que OWEN avait groupés sous ce nom, et qu'il rattache les uns à l'ostéo-dentine et les autres à une nouvelle variété, la *plici-dentine* ; nous avons vu qu'il n'était pas très justifié de faire une distinction absolue entre les deux vaso-dentines, et qu'elles n'étaient, après tout, que des modes un peu différents de médullarisation. TOMES arrive ainsi à distinguer quatre sortes de dentine :

- 1° Hard or unvascular dentine ;
- 2° Plici-dentine ;
- 3° Vaso-dentine ;
- 4° Osteo-dentine.

On peut faire aussi à TOMES les mêmes objections qu'à OWEN : tandis que la dentine vraie et la plici-dentine ont les mêmes éléments protoplasmiques, l'ostéo-dentine peut présenter divers modes de constitution.

Nous rappelons que KLAATSCH [99], s'appuyant sur les travaux de GEGENBAUR et d'HERTWIG, s'efforça d'étudier les rapports qui relient les différents *tissus de substance dure* et d'en constituer une classification rationnelle. Si nous faisons abstraction de l'émail, qu'il fait aussi rentrer dans sa nomenclature et dont il constate les rapports étroits avec la dentine, il considère celle-ci comme le tissu dur primitif. Le tissu osseux ne se forme que plus tard ; il est d'abord simple, homogène, et se complique ensuite par l'adjonction de

cellules, faisceaux conjonctifs, vaisseaux. KLAATSCH arrive ainsi à distinguer neuf groupes de tissus squelettiques :

1^o Tissu homogène renfermant des canalicules branchus : *dentine* (organes placoides des *Sélaciens*, dents de tous les Vertébrés) ;

2^o Tissu osseux homogène, sans cellules (première substance osseuse des écailles placoides, à la partie supérieure de la plaque basale ; couche de ganoïne des écailles des *Ganoïdes* ; couche externe de l'écaille des *Téléostéens* ; première substance osseuse dans l'ontogenèse de ces poissons) ;

3^o Tissu osseux homogène renfermant des cellules (squelette cutané de l'*Esturgeon*, couche externe de l'écaille de certains *Téléostéens*) ;

4^o Tissu osseux homogène renfermant des canalicules dentaires qui rayonnent autour de canaux plus grands ; vaso-dentine de OWEN (racine des dents de *Requins fossiles*, dents de *Brochet*) ;

5^o Tissu osseux homogène renfermant des cellules, des vaisseaux et des canalicules dentaires (écailles et os de la tête des *Ganoïdes* vivants et fossiles) ;

6^o Tissu osseux en partie fibrillaire renfermant des cellules et des fibres de SHARPEY (os des *Physostomes*) ;

7^o Tissu osseux à fibres de SHARPEY très abondantes, sans cellules (os des *Acanthoptérygiens* et plaque basale des *Sélaciens*) ;

8^o Tissu osseux fibrillaire à disposition lamelleuse : tissu conjonctif modelé sclérosé avec des cellules ou isopédine (couche inférieure des écailles des *Dipnoïques*, écailles de nombreux *Ganoïdes* fossiles).

9^o Tissu osseux fibrillaire à disposition lamelleuse : tissu conjonctif modelé sclérosé sans cellules (couche inférieure des écailles des *Téléostéens*).

Cette classification indique un effort sérieux pour tenir compte à la fois de l'élément protoplasmique propre au tissu et de la complication de celui-ci. Les trois premières divisions sont bien caractérisées et, à côté d'elles, aurait dû se ranger le tissu des dents d'*Amia*, si l'auteur l'avait connu. Le reste de la classification est plus confus

parce que KLAATSCH ne discerne pas les caractères qu'il invoque pour exprimer la complication. Pour les groupes 4 et 5, la vasodentine de OWEN et le tissu des écailles des Ganoïdes, c'est l'existence de canaux vasculaires qui représentent le perfectionnement du tissu. Pour les autres divisions, au contraire, il ne fait plus attention au mode de vascularisation et fait au contraire grand cas de la structure fibrillaire. Nous avons vu, en faisant l'étude de la substance fondamentale que ce dernier caractère ne pouvait pas être invoqué pour établir des distinctions entre les tissus, il est trop subordonné à d'autres conditions, il y a trop de continuité entre les différents états fibreux pour s'appuyer sur eux dans une classification. Nous avons au contraire remarqué combien divers sont les aspects produits par les rapports du tissu avec la moelle vasculaire.

Pour RÖSE [95], la véritable caractéristique de la dentine est d'être déposée contre la paroi interne d'une gaine épithéliale et de se développer, à partir de cette surface, d'une façon unilatérale, vers le milieu de la cavité pulpaire. Il sépare nettement des véritables tissus de substance dure les tissus fibreux et cartilagineux calcifiés; l'ensemble de nos études ne nous permettent pas d'établir cette distinction qui ne repose que sur une différence de calcification. Il établit cinq groupes de « Hartsubstanzgeweben » :

I. *Echtes Zahnbein* = Dentin ou Orthodentin : Tissu dur à surface lisse qui, à partir de la paroi interne d'une gaine épithéliale, se développe d'une façon unilatérale vers le milieu de la cavité pulpaire ;

a. *Wahrenzahnbein* = normales Dentin : renferme des canalicules dentaires qui contiennent des prolongements protoplasmiques des odontoblastes ;

b. *Einschlussfreies Zahnbein* = Vitrodentin : Ne renferme pas d'inclusions protoplasmiques ;

c. *Gefässzahnbein* = Vasodentin : Renferme des capillaires sanguins.

II. *Balkenzahnbein* = Trabeculodentin : Tissu dur qui se développe sans contribution de la gaine épithéliale sous forme de travées isolées, libres, dans le tissu conjonctif de la jeune pulpe ou

dans son voisinage immédiat, et qui s'accroît de tous les côtés. Le tissu renferme de nombreux canalicules dentaires courts, occupés par des prolongements protoplasmiques de cellules.

III. *Einschlussfreies Hartgewebe* = osteoïdes Gewebe : Tissu dur s'accroissant de tous les côtés, ne contenant pas d'inclusions protoplasmiques ; il remplace soit le véritable tissu osseux, soit la dentine trabéculaire. Dans ce dernier cas on pourrait l'appeler *Vitrotrabeculardentin*.

IV. *Knochen* = os : Tissu dur s'accroissant de tous les côtés, sous forme de travées isolées, dans le tissu conjonctif du corps, et qui transforme ses cellules formatrices ou ostéoblastes en organes de nutrition pour le tissu adulte.

V. *Knochenzahnbein* = Osteodentin : Tissu intermédiaire à l'os, la dentine et la dentine trabéculaire ; il renferme à la fois des cellules osseuses et des canalicules dentaires à prolongements protoplasmiques.

Il semble que la considération sur laquelle s'appuie RÖSE, pour caractériser la dentine, est plutôt d'ordre anatomique qu'histologique. Donner comme dentine uniquement un tissu qui s'appuie contre une membrane épithéliale, c'est s'attacher aux particularités qui font qu'un organe est une dent plutôt qu'à sa constitution histologique. Celle-ci semble n'avoir pour RÖSE qu'une importance secondaire. Les quatre dernières variétés correspondent aux divisions de KÖLLIKER ; l'auteur s'appuie sur la nature des éléments vivants, sans s'inquiéter de leur mode de vascularisation.

En somme, aucun des groupements proposés par les divers auteurs ne nous satisfait entièrement ; ce qui manque surtout à ces classifications c'est une base raisonnée, une considération de la valeur des caractères invoqués. Voyons si nous pouvons à notre tour, profitant des critiques que nous avons adressées à nos prédécesseurs, réunir en un tout les notions que nous avons acquises sur les tissus calcifiés, et donner à ces notions une forme concrète en dressant aussi une classification.

Une première condition à laquelle doit satisfaire notre tentative,

c'est de pouvoir embrasser tous les tissus squelettiques. Pour cela, à propos de chaque facteur que nous voudrions considérer, il faut tenir compte de ses diverses modalités. Ainsi, au point de vue des éléments cellulaires, nous avons appris que des cellules peuvent être enfermées dans la substance fondamentale; il peut y avoir seulement des prolongements protoplasmiques de certaines cellules; enfin fibres et cellules peuvent coexister ou bien être complètement absentes. Nous avons là quatre groupes bien établis; si nous invoquons le seul caractère des rapports des cellules avec la substance fondamentale, chacune de ces alternatives peut se présenter et il ne peut s'en présenter aucune autre.

La disposition du tissu par rapport aux organes de nutrition offre une grande variété et des passages entre les différentes formes; pourtant on peut considérer un certain nombre de types assez bien caractérisés. Ainsi la substance dure peut ne pas se mélanger du tout de tissu nourricier, formant des lames pleines, à la façon d'écailles, de dents, de nombreuses côtes. Elle peut au contraire se plisser de façon à donner naissance à des canaux médullaires, comme dans la vaso-dentine de OWEN. Il y a toutes sortes de gradations entre ce tissu à trajets vasculaires étroits et celui qui présente de vastes cavités médullaires avec de minces travées calcifiées; mais il ne nous semble pas que l'on ne puisse faire aucune distinction entre l'os presque compacte de l'aiguillon d'un *Esturgeon* et l'os si finement trabéculaire d'un *Trachypterus* ou d'un *Lophius*. Enfin nous devons établir une nouvelle variété pour le cas où l'os a subi des remaniements intersticiels qui ont amené la formation de systèmes de Havers. Evidemment ces différents groupes passent de uns aux autres; mais il est nécessaire d'invoquer ce caractère pour amener un peu d'ordre dans la longue liste des tissus de substance dure et nous y trouvons un élément de distinction plus favorable que dans la structure de la substance fondamentale, par exemple. Dans celle-ci, les transitions sont encore plus insensibles entre le tissu le plus homogène et le tissu le plus grossier et il y a beaucoup moins de régularité et de fixité dans la distribution de cette texture. C'est un caractère accessible à des influences trop multiples pour que nous puissions nous adresser à lui.

Chacun des quatre groupes établis d'après la nature de ses rapports avec les cellules peut se disposer suivant un des modes que nous avons énumérés. Dès lors, nous pouvons dresser un tableau

dans lequel trouveront place tous les tissus calcifiés et où chacun sera caractérisé de deux manières ; d'autre part presque toutes les cases du tableau se trouvent remplies.

FORMATION	CELLULES	FIBRES PROTOPLASMIQUES	FIBRES ET CELLULES	NI FIBRES NI CELLULES
Massive.	Plaques dermiques des jeunes <i>Estur- geons</i> .	Ecailles placôides, nombreuses dents.	Dents d' <i>Amia</i> .	Vitro-dentine, ga- noïne, écailles, etc.
Vascularisée par plissement.	Os de <i>Protopterus</i> d' <i>Esturgeon</i> .	Dents de <i>Lepidos- teus</i> , <i>Labyrintho- dotes</i> .	Beaucoup d'os d' <i>A- mia</i> et <i>Lepidos- teus</i> .	Os de beaucoup de <i>Téléostéens</i> .
Trabéculaire.	Certains os de <i>Phy- sostomes</i> , <i>Polyp- tère</i> .	Dents de <i>Lamna</i> <i>Chimæra</i> .	Id., certains os de <i>Tetrodon</i> .	Id.
Remaniée.	Id.	?	Beaucoup d'os d' <i>A- mia</i> et <i>Lepidos- teus</i> .	Id.

Ainsi que nous l'avons dit, pour chacune de ces divisions on pourrait établir un nombre infini de variétés si l'on considérait le degré de l'état fibreux. C'est ainsi que, pour les seules lamelles osseuses sans fibres protoplasmiques ni cellules, on a des formes homogènes comme la ganoïne, la vitrodentine ; des parties à constitution aponévrotique, comme la région inférieure des écailles des *Téléostéens*, etc. Cela nous montre le nombre infini des modalités que peuvent revêtir les tissus squelettiques et la difficulté que l'on éprouve à les séparer en catégories bien déterminées.

Nous n'avons dressé ce tableau que comme un moyen facile d'énumérer toutes les substances dures, de les comparer d'après des caractères de même nature ; mais ce n'est là qu'une classification empirique, uniquement basée sur la considération de l'aspect actuel du tissu et non sur sa signification. Il est facile de voir les inconvénients de ce système : nous plaçons côte à côte la ganoïne, les différentes variétés de vitrodentine, la couche superficielle des écailles de *Téléostéens*, les premiers dépôts osseux de ces Poissons. Nous avons vu que la valeur de ces différents tissus n'est pas la même. L'os trabéculaire des mâchoires de *Protopterus*, celui des

boucles de *Raja clavata*, les os de nombreux *Téléostéens* sont des formations bien distinctes, et rentreraient pourtant dans une même catégorie.

Il est inutile de multiplier les exemples. Nous voyons qu'une tentative de groupement des tissus basée uniquement sur la structure peut nous rendre des services, nous aider à cataloguer les différentes variétés, mais ne répond pas aux exigences d'une bonne classification. Une classification doit chercher à se faire l'interprète de l'évolution suivie par le groupe que l'on considère, ou au moins à établir une sériation entre les types, suivant leur degré de complication les uns par rapport aux autres. Essayons, en nous appuyant sur les relations génétiques que nous avons établies entre ces tissus, d'en déduire quelques idées générales sur leur évolution.

Nous avons démontré que les tissus cartilagineux, fibro-cartilagineux et fibreux ossifiés, représentent un état simple, irréductible. La dentine primitive des écailles placoides se montre également comme une formation tout à fait primitive, que nous ne pouvons pas ramener à un degré inférieur. Nous sommes ainsi amenés à considérer une base complexe à l'ensemble des tissus squelettiques, base constituée par les tissus conjonctifs ossifiés de toutes catégories, en y joignant cette forme spéciale de la dentine primitive.

La dentine vraie, telle qu'on la trouve chez un certain nombre de Poissons et chez les Vertébrés supérieurs, est un perfectionnement de la dentine primitive, dû à ce que toutes les cellules génératrices envoient dans la substance fondamentale des prolongements de forme et de disposition régulière. Les corpuscules osseux des dents d'*Amia*, les fibres protoplasmiques des os des Ganoïdes semblent être des acquisitions secondaires, complémentaires l'une de l'autre. La présence des corpuscules osseux dans les os d'un certain nombre d'*Acanthoptérygiens*, celle de canalicules dentaires dans les os des Tétrodonnés paraissent être également des formations secondaires dans des os formés déjà de substance ostéoïde.

Cette dernière, nous l'avons nettement montré est une modification du tissu osseux vrai, modification due à la perte des cellules; la vitro-dentine, la ganoïne sont le résultat d'une évolution du même genre; sans pouvoir l'affirmer, nous pensons que l'absence de cellules dans la plaque basale des Sélaciens est peut-être due à un phénomène de même nature.

Si nous envisageons l'ensemble de ces faits, nous voyons que nous avons considéré un certain nombre de tissus comme *primitifs*, *irréductibles* ; d'autres sont une *complication* des premiers due à la régularisation, à la multiplication de leurs éléments et à l'acquisition d'éléments nouveaux. Enfin une troisième catégorie doit sa caractéristique à une *disparition* des parties vivantes du tissu.

Si nous portons maintenant notre attention sur le mode d'édification des pièces osseuses, nous pourrions assister à une évolution d'un ordre analogue. Aussi bien en ce qui concerne les dents et les écailles que pour les parties les plus profondes du squelette, la formation la plus primitive est pleine, massive, ou se vascularise simplement par un plissement plus ou moins profond des parois ; ce dernier aspect est du reste un commencement de complication du premier. Pour avoir des organes plus parfaits, il se fait une néoformation qui donne naissance à des systèmes de Havers. Mais, chez un certain nombre de poissons, il se fait une simplification, l'os se développe d'emblée sous forme de vastes cavités médullaires ; la vascularisation est donc, dès le début très parfaite, il n'y a pas besoin de remaniements d'autre sorte. Dans les boucles de *Raja clavata*, nous avons assisté à la production d'une structure trabéculaire, par réduction de la calcification de l'os formé d'abord.

Dans la substance fondamentale, nous rencontrons encore les mêmes phénomènes de simplification : au tissu formé par l'ossification d'une masse fibreuse bien développée, à faisceaux bien caractérisés, nous voyons se substituer un tissu finement fibrillaire ou homogène.

En présence de ces résultats, en présence des différences de significations qui existent entre des tissus anatomiquement semblables, nous pensons qu'il nous est difficile d'établir, par quelques divisions, un certain nombre de groupes ayant la même valeur, même en spécifiant qu'ils présentent de nombreuses transitions les uns vers les autres. Nous ne pouvons pas établir non plus un arbre généalogique par lequel nous exprimerions les stades de la dérivation mutuelle de ces différents tissus. Nous nous heurterions à un certain nombre de difficultés : d'abord, pour quelques tissus primitifs il nous serait difficile de nous prononcer sur leurs relations véritables, nous ne pouvons savoir si ce sont *des états simples* ou *simplifiés* ; d'autre part, autant que nous en pouvons juger, le point de départ de ces tissus est multiple. Ils représentent un mode particulier

d'évolution d'un vaste groupe, celui des tissus conjonctifs, et les différents espèces de ce groupe peuvent présenter cette adaptation. *Il faudrait sortir de notre groupe pour faire converger les différentes branches vers un tronc unique.*

Mais nous pouvons distinguer, d'après les données de nos études, un certain nombre de principes auxquels s'est conformée l'évolution de ces tissus. Il y a d'abord *une loi de complication, de perfectionnement* : elle se traduit par l'adjonction de cellules, de fibres protoplasmiques, de cavités vasculaires, par des formations secondaires. Ensuite, il y a *une loi de réduction* qui supprimera les cellules, leurs prolongements, qui rendra inutile les remaniements ultérieurs par édification d'un os trabéculaire.

Ces lois peuvent, à un moment donné, agir sur un tissu donné, même si celui-ci leur a déjà obéi dans d'autres conditions. Ainsi, la structure simplifiée obtenue par transformation de l'os en substance ostéoïde se complique, chez quelques *Téléostéens*, par la réapparition de cellules ou de fibres protoplasmiques ; la disposition trabéculaire poussée à l'extrême ne peut plus satisfaire au rôle de soutien et le développement de la substance hyaline des *Plectognathes* devient nécessaire.

Enfin, dans une même pièce, le processus suivi par l'un des éléments constituant n'est pas le même pour les autres. Ainsi dans les dents des *Gadidés*, à côté de la réduction des canalicules de dentine, il y a la complication par vascularisation. Chez *Amia*, avec la transformation de la périphérie de la dent en vitrodentine il y a l'acquisition de corpuscules osseux ; la formation de substance fondamentale plus finement fibreuse est corrélative de la formation de canaux de Havers.

Si nous ne pouvons donc pas établir une véritable classification des tissus de substance dure, si nous ne pouvons même pas faire rentrer ces tissus dans ces catégories déterminées, *nous pouvons, pour chaque particularité de l'un d'eux, essayer d'indiquer à quel degré de développement elle se rapporte, quel est le principe qui a présidé à son apparition.*

I. ETAT PRIMITIF :

Dentine primitive des *Sélaciens*.

Tissus fibreux, cartilagineux et fibro-cartilagineux ossifiés.

Organes osseux massifs et pleins.

II. RÉGULARISATION ET COMPLICATION.

La dentine vraie provient de la dentine primitive par adaptation de tous les odontoblastes au même rôle.

L'os des Vertébrés supérieurs se caractérise par la régularisation de ses prolongements cellulaires.

L'ostéodentine des dents d'*Amia* provient de la dentine vraie par acquisition de corpuscules osseux.

Le tissu osseux à fibres protoplasmiques des *Ganoïdes* provient du tissu osseux ordinaire par acquisition de ces prolongements cellulaires.

Les cellules et fibres protoplasmiques des *Tetrodontes* et certains *Acanthoptérygiens* sont une acquisition de la substance ostéoïde.

La vasodentine de *Lepidosteus*, la vasodentine ou l'ostéodentine de certains Sélaciens sont des complications, par développement irrégulier, des parois dentaires.

La vasodentine des *Gadidés* est due à la vascularisation de vitrodentine.

Les os de *Protopterus*, *Acipenser*, etc., sont vascularisés par plissement.

Le tissu osseux à systèmes de Havers provient d'un remaniement d'un tissu primitif.

Le tissu osseux des *Plectognathes* provient de substance ostéoïde à laquelle s'ajoute une formation ostéoblastique non calcifiée.

III. SIMPLIFICATION ET RÉDUCTION.

Certaines vitrodentines, la ganoïne proviennent de la régression de la dentine ordinaire.

Le tissu ostéoïde provient par disparition des cellules du tissu osseux ordinaire.

Le tissu osseux de la plaque basale des *Sélaciens* a peut-être suivi la même marche, quoique ce ne soit pas une évolution commexe.

Les os des *Téléostéens* prennent la structure trabéculaire en perdant la propriété de se remanier.

Les boucles de *Raja clavata* perdent une partie de leur substance calcifiée pour se transformer en organes trabéculaires.

La substance fondamentale formée secondairement reste finement fibrillaire.

RÉSUMÉ.

Si nous condensons en quelques lignes les résultats de ce travail, nous pourrions rappeler que nous avons établi les faits suivants :

1° Confirmant pour les Poissons ce que l'on admet en général pour les Vertébrés supérieurs, que le tissu osseux est seulement une *adaptation spéciale du tissu conjonctif*, nous avons montré qu'il n'y a pas de différence essentielle entre celui des Poissons et celui des Vertébrés plus élevés en organisation. Le tissu osseux de ces derniers ne représentant pas un état extrêmement différencié, celui des Poissons *ne peut pas être considéré comme d'une structure plus primitive*. Mais par la situation du groupe auquel il appartient, *il peut présenter avec le tissu fibreux des relations plus variées* : la substance fondamentale montre une plus grande diversité des dispositions. Les cellules, ressemblant davantage à celles du tissu conjonctif ne présentent pas l'adaptation secondaire des cellules des canaux de HAVERS d'une Mammifère. Il y a aussi quelques formes plus simples, telles que la dentine primitive des écailles placoides.

2° *Les tissus fibreux, fibro-cartilagineux et cartilagineux ossifiés sont absolument équivalents* et se succèdent avec la même signification au cours de l'évolution d'un même organe aussi bien dans son développement ontogénétique que phylogénétique.

3° Au cours de l'édification d'organes, on voit *les phénomènes de développement s'arrêter à différents états parcourus dans l'édification des os des Mammifères*. C'est ainsi que de nombreuses formations restent pleines, non vascularisées. Certains os sont constitués pendant toute la vie par une pièce cartilagineuse centrale revêtue d'une couche osseuse. Dans l'ossification endochondrale, des systèmes intermédiaires cartilagineux peuvent persister toute la vie. Les remaniements des os fibreux sont aussi moins complets, et les systèmes de Havers n'occupent souvent qu'une place réduite.

4° Chez les Poissons les tissus de substance dure peuvent présenter *un certain nombre de particularités ou de modes spéciaux d'évolution* qui apparaissent dans cette classe et y restent limités. La présence de fibres protoplasmiques dans des os et même dans les parties trabéculaires des dents est une de ces particularités. On peut rencontrer dans tout le groupe une tendance des éléments

cellulaires à disparaître de la substance fondamentale : ainsi se forment la substance ostéoïde, la vitrodentine. Un caractère encore plus important est la réduction des phénomènes de remaniements et la substitution à ces processus d'une édification osseuse trabéculaire. Cette disposition trabéculaire se rencontre avec une signification encore plus spéciale dans les boucles de Raie. Enfin la formation osseuse des Plectognathes est aussi une adaptation très particulière.

Marseille, 15 décembre 1899.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

58. AEBY. — Ueber die Symphysis ossium pubis des Menschen.... *Archiv. für ration. Medecin* 1858.
82. BALFOUR AND PARKER. — The structure and development of *Lepidosteus*. *Philosophical Transactions* 1882.
73. BAUDELLOT. — Recherches sur la structure et le développement des écailles des Poissons osseux. *Arch. de zoologie expérimentale et générale*, T. II, 1873.
79. BAUMULLER. — *Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. XXXII.
93. BRACHET. — Étude sur la résorption du cartilage et le développement des os longs chez les Oiseaux. *Internationale Monatschrift für Anat. und Physiol.* Bd. X. 1893.
82. BRUESKE. — Ueber die feinere Struktur des normalen Knochengewebe. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XXI. 1882.
43. BRUCH. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. *Denkschr. der schweizer natur. Gesellsch.*
79. BUSCH. — Die Begründung der Osteoblastentheorie. *Du Bois-Reymond's. Arch.* 1879.
81. — Die Osteoblastentheorie und die Entwicklung des Knochengewebes in der Thierreihe. *Kosmos* Bd. P. 1881-82.
75. CARTIER. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. *Zeitsch für wiss. Zool.* Bd. XXV.
81. CHEVASSU. — Note sur les prolongements protoplasmiques des corpuscules étoilés des os. *Archives de Physiologie* 1881.
88. CZERMACK. — Vergleichende Studien über die Entwicklung. des Knochen- und Knorpelgewebes. *Anatomischer Anzeiger*, 1888.
35. DUGES. — Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges.
56. DUMÉRIL. — Ichthyologie analytique, 1856.
75. VON EBNER. — Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. *Wiener Sitzungsberichte III Abth.*, 1875.
87. — Sind die Fibrillen der Knochen verkalkt oder nicht. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XXII, 1887.
62. GEGENBAUR. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.
72. — Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere.
67. — Ueber primäre und secundäre Knochenbildung, mit besonderer Beziehung auf die Lehre von primordial Cranium. *Jenaische Zeitschr.* Bd. III, 1867.
- 67^{bis}. — Ueber die Bildung des Knochengewebes, *ibid.*
- 67^{ter}. — Ueber die Entwicklung des Wirbelsäule des *Lepidosteus*, *ibid.*
81. GOETTE. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelets system der Wirbelthiere. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XVI.

84. GOELDI. — Kopfskelet und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, *Balistes capriscus*, und *Acipenser ruthenus*. *Jenaisch. Zeitsch. Bd. XVI. 1884.*
95. GOEPPERT. — Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. *Morphol. Jahrb. Bd. XXIII, 1895.*
81. GRASSI. — Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. *Morph. Jahrb. Bd. VIII, 1881.*
82. — — Lo sviluppo della colonna vertebrale nei Pesci Teleostei. *Atti della R. Accademia dei Lincei, 1882-83.*
71. GUNTHER. — Description of *Ceratodus*, *Phil. Transact. of the R. Society vol. 161, 1871.*
73. — — Report on the deep sea fishes collected by Challenger during the years 1873-76, vol. XXII.
80. — — An introduction to the study of fishes. London, 1880.
75. HAAB. — *Untersuch. aus dem pathol. Institut zu Zurich. H. III.*
95. HARRISSON. — Ectodermal or mesodermal origin of the bones of Teleosts. *Anat. Anzeiger, 1895.*
68. HARTING. — Notices zoologiques, anatomiques et histologiques sur l'*Orthogoriscus ozodura*. *Verhandl. des Köninklijke Akad. von Wittenschappen; Amsterdam, 1868.*
82. HASSE. — Das natürliche System der Elasmobranchier, Jena, 1882.
74. O. HERTWIG. — Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. *Jenaische Zeitsch. Bd. VIII, 1874.*
75. — — Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets des Mundhöhle. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XI.*
79. — — Ueber das Hautskelet der Fische. II Abtheilung. *Morphol. Jahrb., Bd. V, 1879.*
82. — — Ueber das Hautskelet der Fische. III Abtheilung. *Ibid., Bd. VIII, 1882.*
41. HENLE. — Allgemeine Anatomie. Leipzig, 1841.
86. HILGENDORF. — Über Schließen zusammengesetzter Fischzähne. *Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforsch. Freunde, 1886.*
75. HUXLEY. — Elements d'anatomie comparée.
44. JACOBSON. — *Arch. für Anat. und Physiol., 1844.*
80. JULIN. — Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur chez le fœtus des *Balernopectera rostrata*. *Arch. de Biologie, t. I.*
81. KASSOWITZ. — Die normale ossification. Wien, 1881.
81. KASTCHENKO. — Ueber die Genese und Architectur der Batrachierknochen. *Arch. für mik. Anat. Bd. XIX, 1881.*
95. KEIBEL. — *Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1895.*
90. KLAATSCH. — Zur Morphologie der Fischrippen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. *Morph. Jahrb. Bd. XVI, 1890.*
93. — — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, *ibid. Bd. XX, 1893.*
94. — — Ueber die Herkunft der Skleroblasten, *ibid., Bd. XXI.*
94. — — Zur Kenntniss der Betheiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. *Verhand. der Anat. Gesellschaft, 1894.*
95. — — Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgan für die Aushaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderms, *ibid., 1895.*

74. KLEBS. — Beobachtungen und Versuche über Cretinismus. *Arch. für experimentale Pathol. Bd. II, 1874.*
49. KOELLIKER. — Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels bei Wirbelthierent. *Zootom. Anstalt zur Würzburg, 1849.*
- 49bis. — Die Verknöcherung bei Rachitis. *Mittheil. der naturforsch. Gesellschaft zu Zurich, 1849.*
58. — Ueber die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelets der Knochenfische. *Sitz. der physikalisch. medicinischen Gesellschaft in Würzburg.*
- 58bis. — Das Knochen des Orthogoriscus. *Ibid.*
59. — On different types in the microscopical Structure of the Skeleton of osseous fishes. *Proceedings of the royal Society, 1859.*
84. — Handbuch der Gewebelehre, 1884.
84. — Der feinere Bau des Knochengewebes. *Zeitsch. für wiss. Zool., 1884.*
82. KOESTLER. — Ueber Knochenverdickungen am Skelet von Knochenfischen. *Zeisth. für wiss. Zool. t. XXXVII.*
80. LA VALETTE ST-GEORGES. — Ueber den Bau des Fettflossen. *Arch. für mikroskop. Anat. Bd. XVII.*
65. LANDOIS. — Ueber die Ossification der Geweihe. *Medicinisches Centralblatt, 1865.*
- 65bis. — Ueber die Ossifications process. *Ibid.*
- 65ter. — Ueber die Ossification der Sehnen. *Ibid.*
77. LEBOUCCQ. — Etudes sur l'ossification. *Bulletin de l'Académie royale des sciences de Belgique, t. XLIV.*
88. LESER. — Ueber histologische Vorgänge an der Ossificationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpelzellen. *Arch. für mikr. Anat. 32, Bd. 1888.*
61. LESSING. — *Arch. für ration. Medecin. Bd. XII.*
54. LEYDIG. — Zur Anatomie und Histologie der *Chimæra monstrosa*. *Müllers Arch., 1851.*
52. — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haieen. Leipzig, 1852.
53. — Histologische Untersuchungen über *Polypterus bichir*. *Zeitsh. für wiss. Zoologie, 1853.*
66. — Histologie comparée. Traduction française.
62. LIEBERK HN. — Ueber die Ossifikation des hyalines Knorpels. *Du Bois Reymond's Arch., 1862.*
63. — Beiträge zur Lehre von der Ossifikation. *Ibid., 1863.*
63. — Ueber die Wachsthum der Stirnzapfen der Geweihe. *Ibid., 1863.*
64. — Ueber Knochenwachsthum. *Ibid., 1864.*
64. LOTZ. — Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. XIX, 1864.*
55. MAIER. — Das Wachsthum der Knochen. Freiburg, 1855.
78. MASQUELIN. — Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. *Bulletin de l'Acad. R. des sciences de Belgique, t. XLV, 1878.*
95. MATCHINSKY. — Studien über die Struktur des Knochengewebes. *Arch. für mikr. Anat. Bd. 46, 1895.*

90. F. MAZZA. — Sullo regeneratione della pinna caudale in alcuni pesci Atti della societa ligustica di scienze naturali, t. 1890.
54. METTENHEIMER. — Anatomisch-histologische Untersuchungen über den *Tetragonurus Cuvieri*. *Abhandl. der Senkenb. Gesellsch., I.*
49. MEYER. — Das Knorpel und seine Verknöcherung. *Muller's Arch., 1849.*
34. J. MULLER. — Vergleichende Anatomie der Myxinoïden, 1834-45.
38. — *Abhandlungen der Berliner Akademie, 1838.*
58. H. MULLER. — Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz, nebst Bemerkungen über den Bau der rachitischen Knochen. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. IX, 1858.*
63. AUG. MULLER. — Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. *Arch. für Anat. und Physiol., 1863.*
88. NICKERSON. — The development of the scales of *Lepidosteus*. *Bull. of the Museum of compar. anat. of Harvard College, vol. XXV.*
63. NEUMAN. — Zur Kenntniss des normalen Zahngewebes.
63. OLLIER. — De la moelle des os et de son rôle dans l'ossification normale et pathologique. *Journal de Physiologie, 1863.*
67. — *Traité expérimental et clinique de la régénération des os. Paris, 1867.*
40. OWEN. — Odontography, 1840-45.
93. — *Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates. London, 1866.*
94. PATTEN. — On structure resembling dermal bones in *Limulus*. *Anat. Anzeiger, 1894.*
95. PETRAROJA. — Sulla struttura del tessuto osseo. *Atti della R. Acad. dei Lincei, Anno 292.*
64. POUCHET. — Précis d'histologie humaine. Paris, 1864.
75. — Développement du squelette des Poissons osseux. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, vol. XI et XIV, 1875-1878.*
55. QUECKETT. — Catalogue of the histological series of the R. College of surgeons of England, vol. II.
94. RABL. — Ueber die Herkunft des Skelets. *Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1894.*
73. RANVIER. — C. R. de l'Acad. des Sc., 10 novembre 1873.
89. — *Traité technique d'histologie. Paris, 1889.*
75. RENAUT. — Note sur le tissu élastique des os. *Archives de Physiologie, 1875.*
93. — *Traité d'histologie pratique.*
98. RETTERER. — Note sur l'ossification. *C. R. de la Société de Biologie, 1898.*
64. ROBIN. — Sur les conditions de l'ostéogenèse avec ou sans cartilage préexistant. *Journal de l'Anat. et de la Physiol., 1864.*
95. ROESE. — *Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1895.*
97. — Ueber die Verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbelthieren. *Anat. Anzeiger, 1897.*
56. ROUGET. — Développement et structure du système osseux. Paris, 1856.
83. SAGEMEHL. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva*. *Morph. Jahrb. Bd. IX, 1883.*
88. SCHAFFER. — Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. *Arch. für. mikr. Anat. Bd. 32, 1888.*

89. — Ueber den feineren Bau fossiler Knochen. *Sitzb der K. Akad der Wissensch. in Wien*, 1889.
93. — Die Methodik der histologischen Untersuchung des Knochengewebes. *Zeitsch. für wiss. Mikr. Bd. X*, 1893.
92. SCHMIDT. — Untersuchungen zur Kenntniss des Wirbelbaus von *Amia calva*. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. 54*, 1892.
83. SCHMIDT-MONNARD. — Die Histogenese des Knochens der Teleostier. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. 39*, 1883.
93. SCHEELE. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier wirbelsäule. *Morph. Jahrb. Bd. XX*, 1893.
76. SCHONEY. — Ueber die Ossifikationsprocess bei Vögeln. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
39. SCHWANN. — Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmungen in die Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen, Berlin 1839.
67. SHARPEY. — *Quains Anatomy. Bd. I*, 1867.
71. SIRENA. — Ueber Bau und Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. *Verhandl. der Phys. Medic. Gesell. in Würzburg*, 1871.
98. STEPHAN. — Recherches histologiques sur la structure des corps vertébraux des poissons Téléostéens. *Archives d'Anat. micr.*, 1898.
75. STEUDENER. — Beiträge zur Lehre der Knochenentwicklung und der Knochenwachsthum. Halle, 1875.
72. STIEDA. — Die Bildung des Knochengewebes. Leipzig, 1872.
76. — Einige Bemerkungen über die Bildung des Knochengewebes. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
73. STRELZOFF. — Ueber die Histogenese der Knochen. *Untersuch. aus dem path. Inst. zu Zurich*, 1873.
76. — Ungleichmässige Wachsthum als formbildendes Princip der Knochen. *Arch. für Mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
89. VAN DER STRICHT. — Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. *Archives de Biologie*, 1889.
90. — Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux. *Ibid.*, 1890.
53. J. TOMES. — On the presence of soft fibrils in Dentine. *Philos. Transact.*, 1853.
53. J. TOMES AND DE MORGAN. — Observations on the structure and development of bone. *Philos. Transact.*, 1853.
74. CH. S. TOMES. — The implantation of Teeth. *Proc. of the odont. Society*, 1874-76.
78. — On the structure and development of vascular dentine. *Philosoph. Transact.*, 1878.
98. — A manual of dental anatomy. fifth edition 1898.
84. TROIS. — Ricerche sulla struttura della *Ranziana truncata*. *Atti del Istituto veneto dei scienze, lettere ed arti*, 1884.
52. VIRCHOW. — Die normale Knochenwachsthum und die rachitische Störung derselben. *Arch. für path. Anat. Bd. V*, 1852.
65. WALDEYER. — Ueber den ossificationsprocess. *Arch. für mikr. Anat. I, Bd. 1865*.
65. — Ueber die Entwicklung der Zähne. *Zeitsch. für ration. Medecin*, 1865.

82. WALTHER. — Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelets des Hechtes. *Jenaish. Zeitsch. Bd. XVI, 1882.*
49. WILLIAMSON. — On the microscopical structur of the scales of some ganoid and placoid fishes. *Philosoph. Transact., 1849.*
51. — — Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. *Philosoph. Transact., 1851.*
80. WIEDERSHEIM. — Zur Histologie der Dipnoersuppen. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XVIII, 1880.*
- 89-91. ZACHARIADES. — Différentes notes sur la structure du tissu osseux. *C. R. Société de Biologie : 9 et 10 mai, 19 octobre, 9 novembre 1889 ; 30 mai 1890 ; 25 avril, 6 juin et 18 juillet 1891.*
96. — — *Travaux du laboratoire d'histologie du Collège de France.*
78. ZIEGLER. — *Virchows Arch. 73, Bd.*
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.....	283
<i>Aperçu historique</i>	286
Objets des recherches.....	287
Méthodes employées.....	288
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES TISSUS SQUELETTIQUES.....	290
CONSTITUTION DE LA SUBSTANCE FONDAMENTALE.....	292
NATURE ET RÉPARTITION DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.....	302
Corpuscules osseux.....	303
Canalicules dentaires.....	310
Coexistence des corpuscules osseux et des canalicules dentaires.....	316
Absence des éléments cellulaires.....	322
Répartition des différentes sortes de tissus calcifiés.....	329
DÉVELOPPEMENT DES TISSUS SQUELETTIQUES.....	330
Ossification dans le tissu fibreux.....	330
Accroissement des pièces du squelette.....	340
Ossification dans le cartilage.....	351
Ossification mixte.....	364
Relations entre les modes de développement des corps vertébraux des	
Ganoïdes osseux et des Téléostéens.....	375
Répartition des divers modes d'ossification.....	384
Réduction d'ossification.....	387
DE LA CLASSIFICATION DES TISSUS SQUELETTIQUES.....	410
Résumé.....	424
Index bibliographique.....	426

DEUXIEME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

BOTANIQUE. — La structure primaire de la tige des Dicotylédones.

GÉOLOGIE. — Terrain crétacé supérieur des environs de Marseille.

Vu et approuvé :

Paris, le 20 décembre 1899.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

G. DARBOUX

Vu et permis d'imprimer :

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

GRÉARD

PLANCHE I.

Planche I.

Corpuscules osseux de préparations montées au baume sec. Tous les dessins sont faits avec l'objectif 1/12 à immersion et l'oculaire 2 de Nachet, sauf la fig. 23, obj. 7, oc. 2.

Fig. 1. — *Protopterus annectens*, supra temporal.

Fig. 2. — *Triton taeniatus*, voûte du crâne.

Fig. 3. — *Rana esculenta*, voûte du crâne.

Fig. 4. — *Lacerta muralis*, voûte du crâne.

Fig. 5. — *Polypterus bichir*, écaille.

Fig. 6. — *Lepidosteus osseus*, voûte du crâne.

Fig. 7. — *Lepidosteus Maximiliani*, vertèbre.

Fig. 8. — *Amia calva*; *a.* opercule, *b. c.* voûte du crâne.

Fig. 9. — *Acipenser stellatus*, plaque dermique.

Fig. 10. — *Acipenser ruthenus*, aiguillon des nageoires pectorales.

Fig. 11. — *Alosa finta*, opercule.

Fig. 12. — *Alosa sardina*, opercule.

Fig. 13. — *Cyprinus carpio*, opercule.

Fig. 14. — *Synodontis schal*; *a.* opercule, *b.* aiguillon de la pectorale au milieu, *c.* même organe, sur le bord.

Fig. 15. — *Anguilla vulgaris*, voûte du crâne.

Fig. 16. — *Synaphobranchus*, vertèbre.

Fig. 17. — *Symenchelys*, vertèbre.

Fig. 18. — *Coregonus oxyrhynchus*, vertèbre.

Fig. 19. — *Cyprinus auratus*, voûte du crâne.

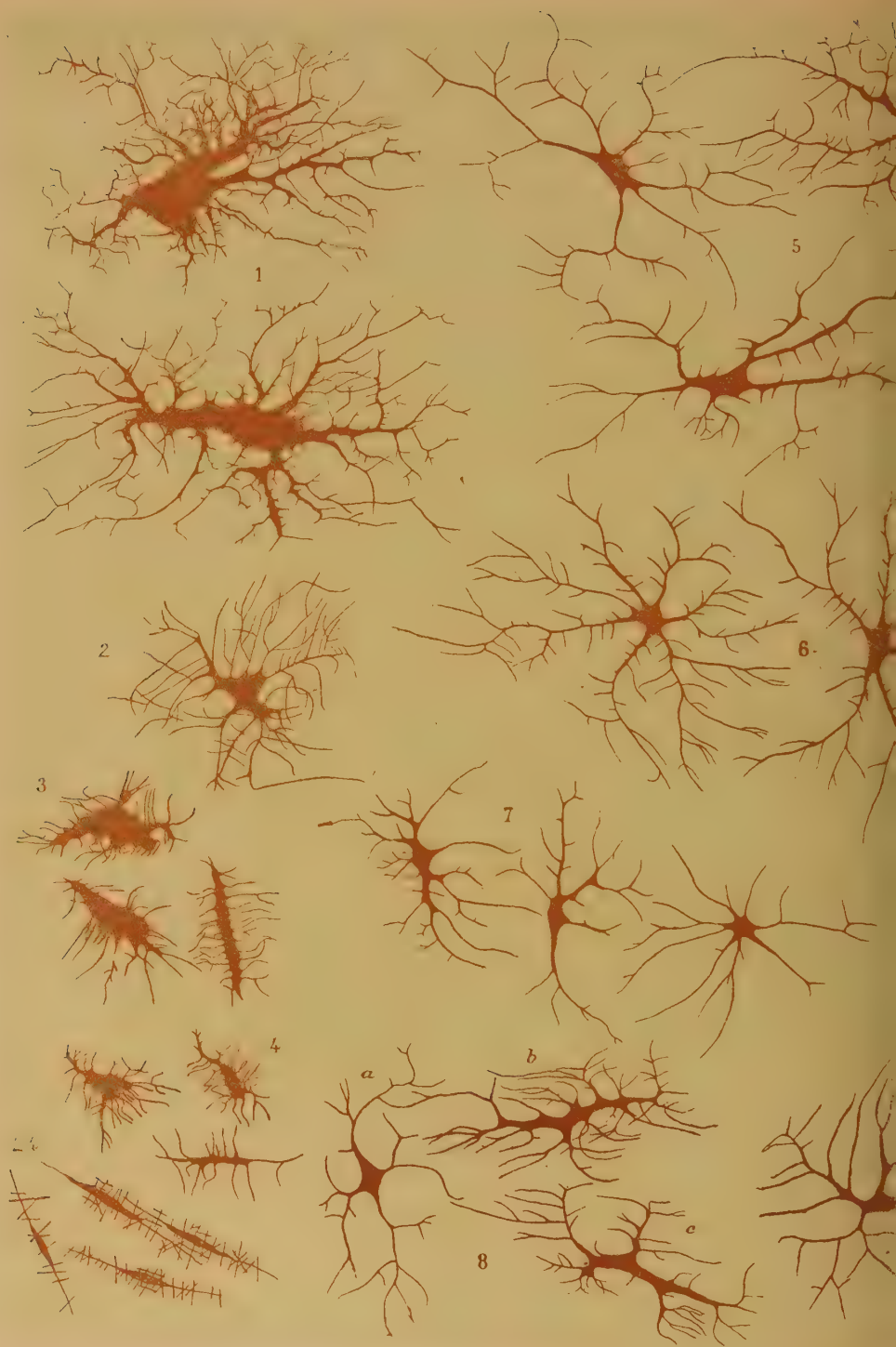
Fig. 20. — *Salmo fario*, opercule.

Fig. 21. — *Thynnus*; *a.* double cône vertébral, *b.* lame vertébrale.

Fig. 22. — Canalicules rayonnant d'un canal vasculaire de l'écaille de *Polypterus bichir*.

Fig. 23. — *Cyprinus auratus*: côte en coupe longitudinale; *a. b.* partie médiane, *b.* partie moyenne, *c.* bord.

Fig. 24. — *Amia calva*, corpuscules osseux de la couche inférieure de l'écaille.



Stephan del.

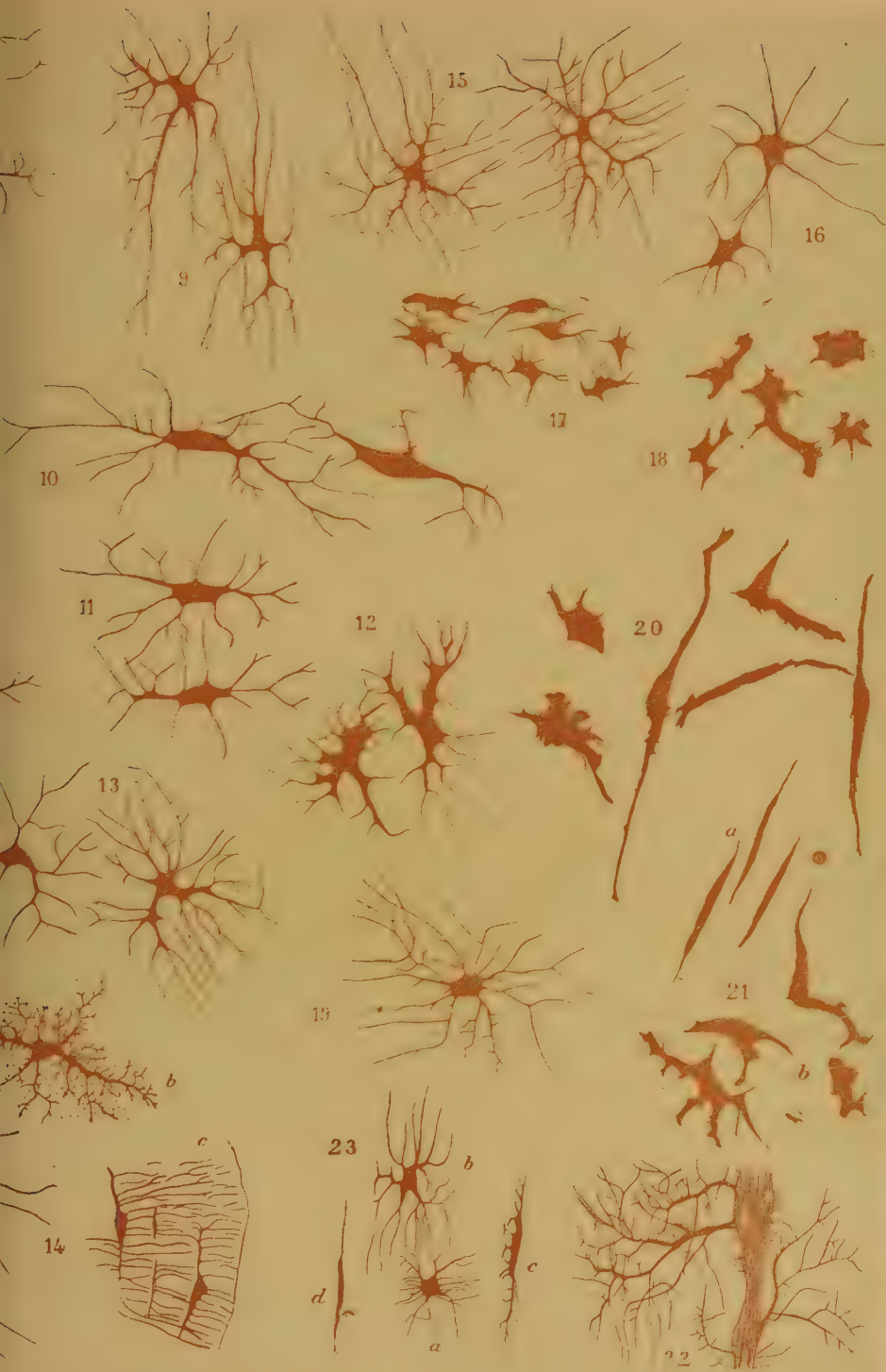


PLANCHE II.

Planche II.

Reproductions photographiques de préparations.

Fig. 1. — Fragment d'une lamelle dissociée du double cône vertébral d'*Esox lucius*.

Fig. 2. — Portion d'une grosse boucle de *Raja clavata*.

Fig. 3. — Portion d'une apophyse vertébrale de *Chaetodon* montrant les fibres conjonctives non calcifiées qui pénètrent normalement à la surface.

Fig. 4. — Portion d'une coupe d'un os du crâne de *Lepidosteus osseus*, montrant les canalicules *cl*, qui partent des canaux vasculaires *c.*, et les cellules osseuses *c. o.*

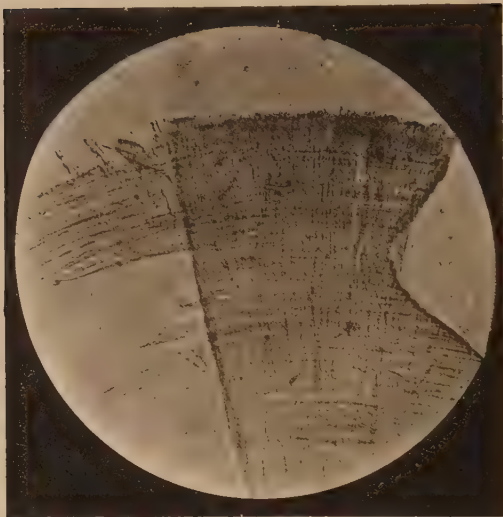
Fig. 5. — Portion de la plaque basale de la boucle dorsale de *Raja clavata*; *pr.* périoste, *s. tr.* système des travées, *c.* cellules.

Fig. 6. — Portion de la coupe précédente à un plus fort grossissement; *tr.* une travée de substance calcifiée, *g. pr.* un grain protoplasmique, *s. fb.* substance fibrillaire.

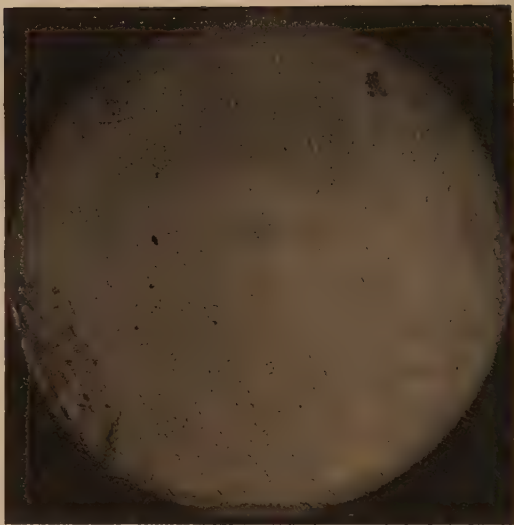
Fig. 7. — Portion de la plaque masticatrice de *Chimæra monstrosa*; *pl.* noyau fibreux; *ch.* cartilage; *tr. o.* travée osseuse; *c. g.* couche génératrice d'un noyau fibreux.

Fig. 8. — Portion d'un noyau fibreux et de sa paroi, montrant la structure fibreuse enchevêtrée du premier, et la continuité de ses fibres avec la substance osseuse.

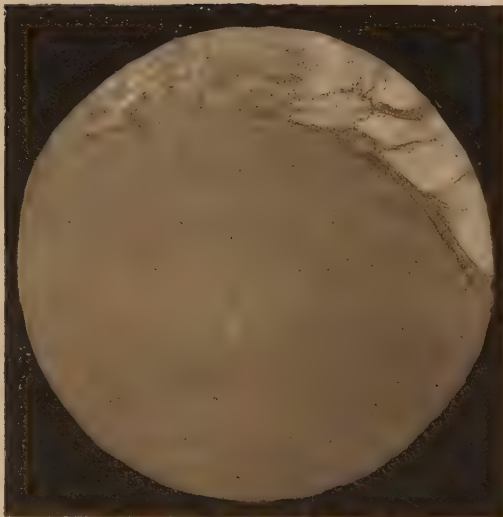
1



2



3



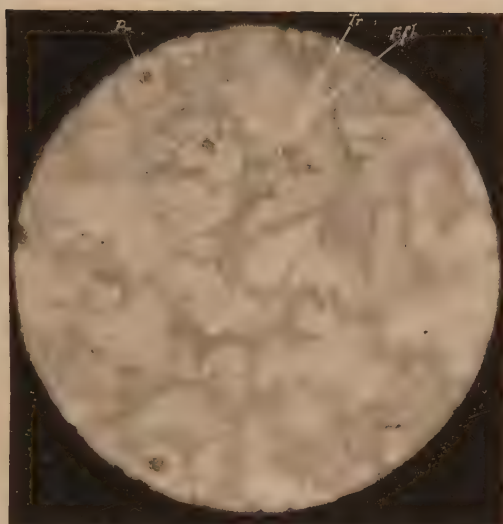
4



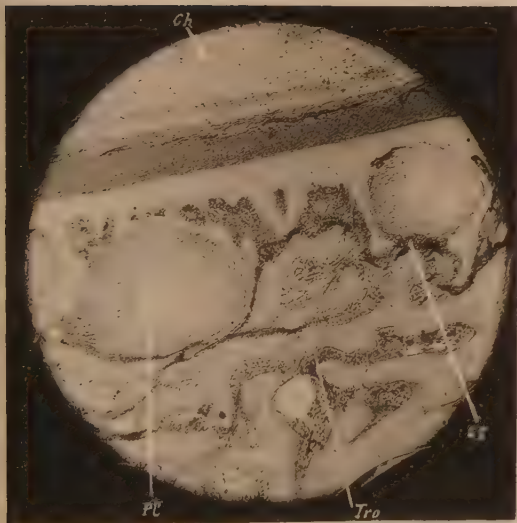
5



6



7



8

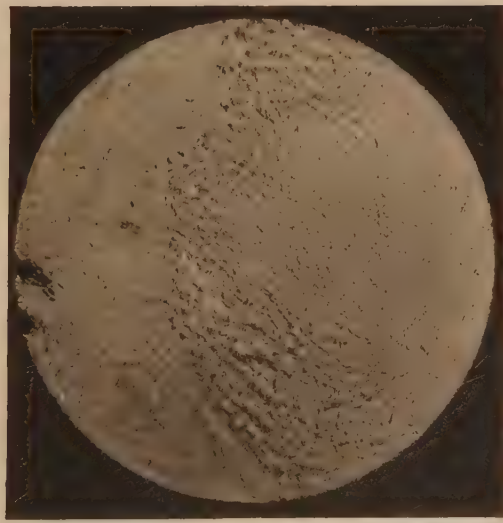


Planche III.

- Fig. 1. — Fragment d'une lamelle dissociée de la voûte du crâne de *Protopterus annectens*, éosine hématoxylique; Nachet obj. 5, oc. 2; *n.* noyau.
- Fig. 2. — Faisceaux fibrillaires isolés par dissociation d'une côte d'*Esox lucius*, thyonine; Nachet, obj. 7, oc. 4: *o.* ouvertures pour le passage des faisceaux perpendiculaires.
- Fig. 3. — Cellules osseuses de l'aiguillon de la nageoire d'*Acipenser ruthenus*; safranine; potasse à 40 %; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 4. — Cellules osseuses de l'opercule d'*Alosa sardina*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 5. — Cellules osseuses de l'opercule de *Salmo fario*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 6. — Portion d'une coupe transversale d'écaille de *Protopterus annectens*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *f.l.* faisceau fibrillaire en coupe longitudinale; *f.l.* id. en coupe transversale; *c.é.* cellule de l'écaille; *n.* son noyau; *c.g.* couche génératrice.
- Fig. 7. — Cellules osseuses d'une écaille de *Protopterus annectens*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *cr.e.* crêtes d'empreinte.
- Fig. 8. — Cellules osseuses de la couche inférieure de l'écaille d'*Amia calva*; safranine, potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *a.b.* couche profonde; *c.* partie superficielle de cette dernière; *d.* couche externe; *cr.e.* crêtes d'empreinte.
- Fig. 9. — Cellules odontoblastiques de la boucle dorsale de *Raja clavata*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *c.o.* cellules odontoblastiques; *n.* noyau; *f.p.* fibres protoplasmiques; *c.cj.* cellules conjonctives; *c.g.* couche génératrice; *d.* dentine.
- Fig. 10. — Cellules odontoblastiques de la boucle dorsale de *Raja clavata*: pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *v.* vaisseau; *c.o.* cellule odontoblastique;

c.g. couche génératrice ; *d.* dentine ; *f.p.* fibres protoplasmiques.

- Fig. 11. — Portion de la paroi externe de la plaque masticatrice de *Chimaera monstrosa*, voisine du bord d'accroissement ; pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.g.* cellules génératrices ; *f.p.* fibres protoplasmiques ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 12. — Cellules à prolongements protoplasmiques d'un os de *Tetrodon reticulatus* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.f.* cellule à fibre protoplasmique ; *n.* son noyau ; *c.g.* cellule génératrice ; *s.f.c.* substance fondamentale calcifiée ; *s.f.n.c.* substance fondamentale non calcifiée.
- Fig. 13. — Comme la précédente, montrant une cellule à deux prolongements ; *ch.* cartilage.
- Fig. 14. — Cellule à fibre protoplasmique et cellule osseuse d'un os de *Tetrodon reticulatus* ; pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.f.* cellule à fibre protoplasmique ; *c.o.* cellule osseuse ; *c.g.* couche génératrice ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 15. — Portion d'une coupe transversale de la voûte crânienne d'*Amia calva* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *f.p.* fibres protoplasmiques ; *c.o.* cellules osseuses ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 16. — Types de fibres protoplasmiques prises dans une coupe transversale de la voûte du crâne d'*Amia calva* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *a, b, c.* prolongements avec les cellules dont ils dépendent ; *d.* cellule en continuité avec une fibre ; *e.* grosse fibre avec trois noyaux ; *n.* noyau.
- Fig. 17. — Types de fibres protoplasmiques de la voûte du crâne de *Lepidosteus osseus* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *a.* ensemble d'une fibre et de sa cellule ; *b.* extrémité d'une fibre ; *c.* corps cellulaire d'une fibre ; *d.* id. avec deux noyaux.



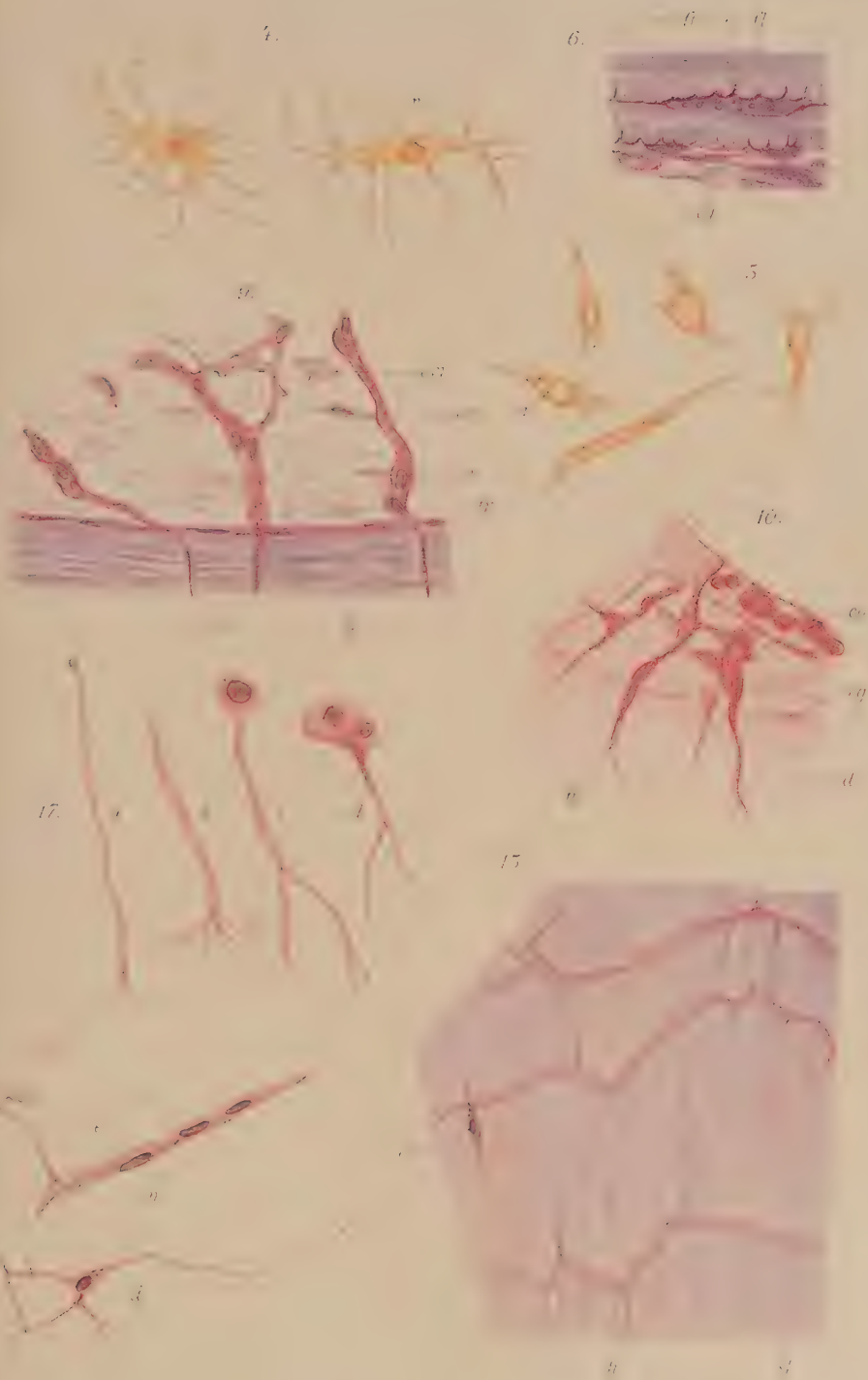
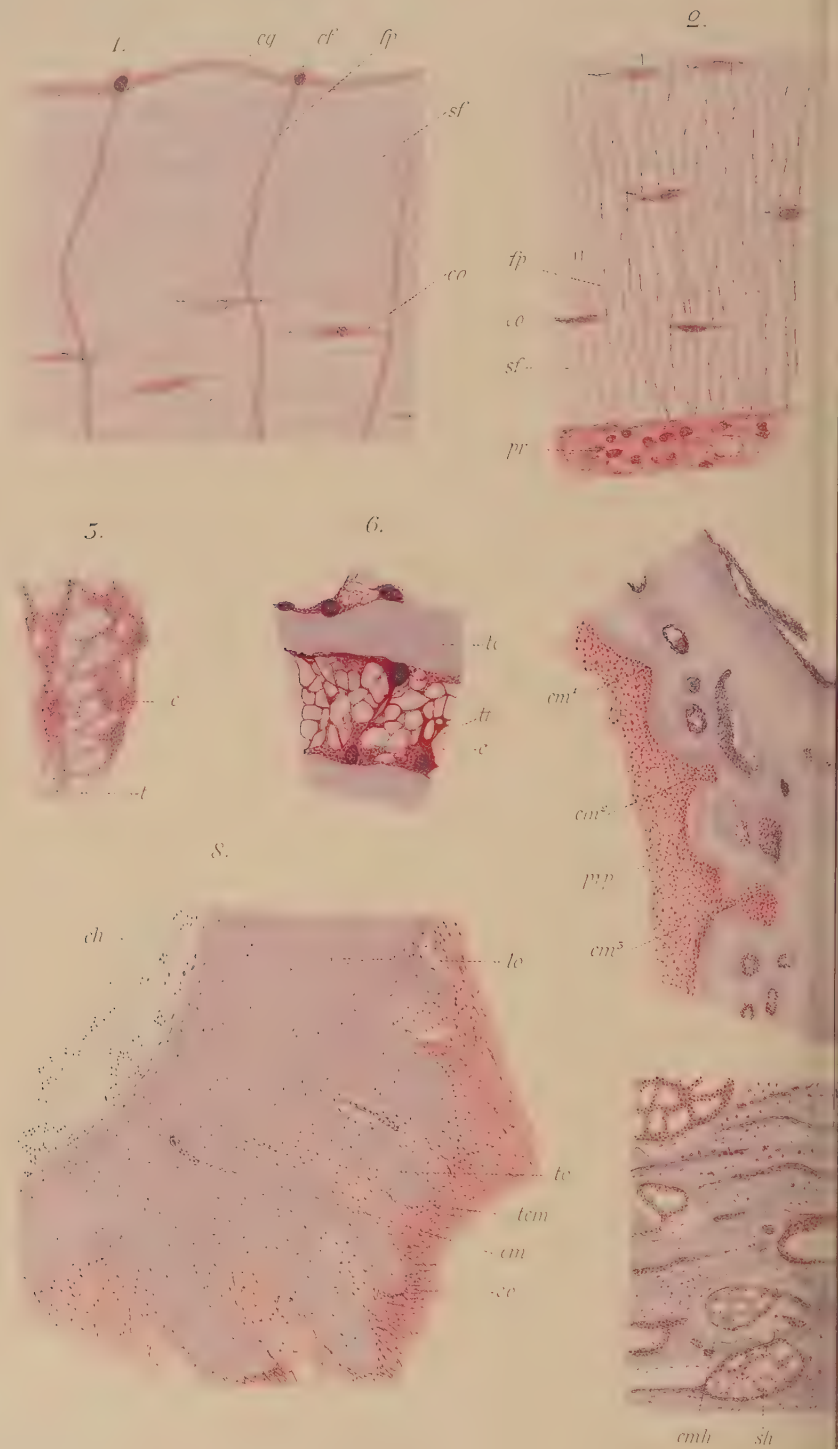


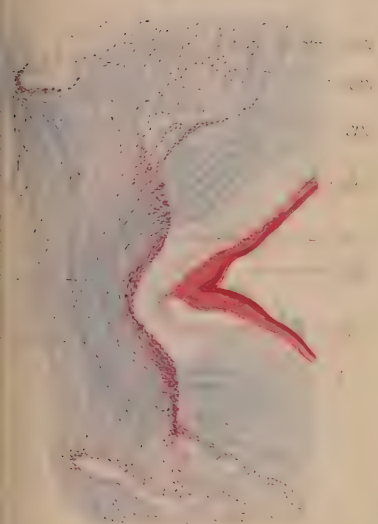
Planche IV.

- Fig. 1. — Portion de la voûte du crâne de *Lepidosteus osseus*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *f.p.* fibre protoplasmique; *c.f.* sa cellule; *c.g.* couche génératrice; *c.o.* cellule osseuse; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 2. — Portion de dent d'*Amia calva*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *p.* pulpe; *f.p.* fibres protoplasmiques; *c.o.* cellules osseuses; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 3. — Articulation de deux vertèbres de *Merlucius vulgaris*, coupe longitudinale; bleu d'aniline et safranine. Leitz, obj. 3, chambre claire: *c.c.* restes de la corde; *m.p.* membrane propre; *m.e.* élastique externe; *l.it.* ligament intervertébral; *l.it'*. partie interne de ce dernier; *d.c.* double cône; *c.m.* cavité médullaire; *c.m'*. id. plus petite; *c.m''*. id. très réduite.
- Fig. 4. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône d'une vertèbre de *Merlucius vulgaris* en coupe longitudinale; éosine hématoxylique. Leitz, obj. 12, chambre claire: *d.c.a.* double cône, partie bien calcifiée; *d.c.r.* double cône, partie plus récente; *f.d.c.* faisceau du double cône; *f.l.* faisceau du ligament; *c.f.* cellule du ligament transformée en ostéoblaste; *c.l.* cellule ordinaire du ligament.
- Fig. 5. — Cellules propres de la substance osseuse d'une vertèbre de *Thynnus*; éosine hématoxylique, ac. formique. Leitz, obj. 12, chambre claire: *c.* cellule; *t.* travée.
- Fig. 6. — Cellules propres de la substance ostéoïde d'une vertèbre de *Merlucius vulgaris*; éosine hématoxylique, ac. formique; Leitz, obj. 12, chambre claire: *c.* cellule; *t.c.* travée en coupe transversale; *t.f.* travée vue de face.
- Fig. 7. — Partie antérieure de la lamelle osseuse de l'aiguillon dorsal de *Chimæra monstrosa*, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 1: *pr.p.* périoste postérieur; *cm.* cavité médullaire; *cm*¹, *cm*², *cm*³, stades de formation de cavités médullaires.

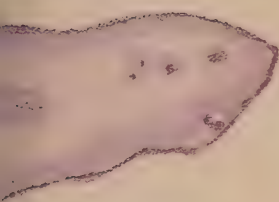
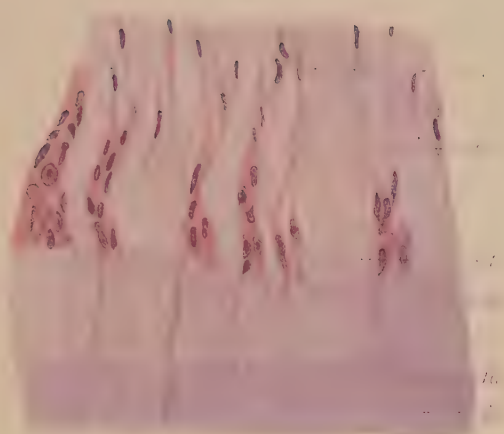
- Fig. 8. — Partie postérieure du cartilage operculaire d'*Acipenser ruthenus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *l.o.* lamelle osseuse de recouvrement; *t.o.* travée osseuse; *t.c.m.* tissu conjonctif médullaire; *v.* vaisseau; *c.m.* petite cavité médullaire; *c.o.* cellules ostéoblastiques.
- Fig. 9. — Portion du double cône vertébral de *Thynnus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *c.m.h.* cavités médullaires haversiennes; *s.i.* système intermédiaire; *s.i.h.* système intermédiaire haversien; *c.m.o.* cavités médullaires non haversiennes.
- Fig. 10. — Portion d'une coupe transversale de la ceinture scapulaire d'*Amia calva*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *pr.* périoste; *c.m.h.* cavité médullaire de Havers; *s.i.* système intermédiaire; *s.h.* système de Havers; *o.p.* os périostique.
- Fig. 11. — Portion d'une coupe transversale d'une vertèbre de *Chaetodon*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2; *ec.* corde; *pr.* périoste; *c.m.h.* cavité médullaire haversienne; *s.i.* système intermédiaire; *s.h.* système de Havers; *o.p.* os périostique.



5



4



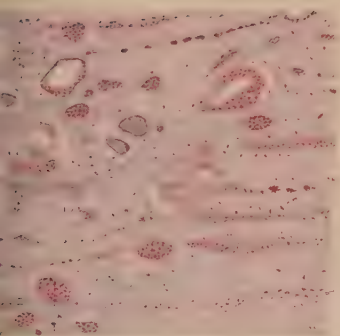
11

Cm

L

p

9

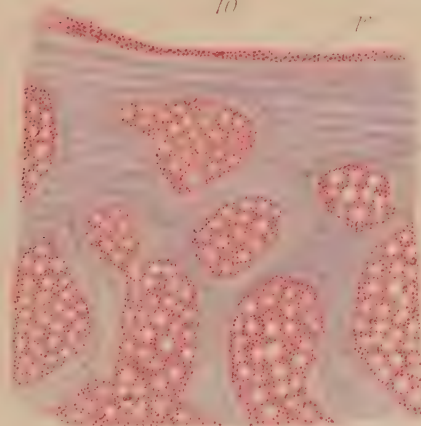


st

cm

10

p



st

st

cm

st

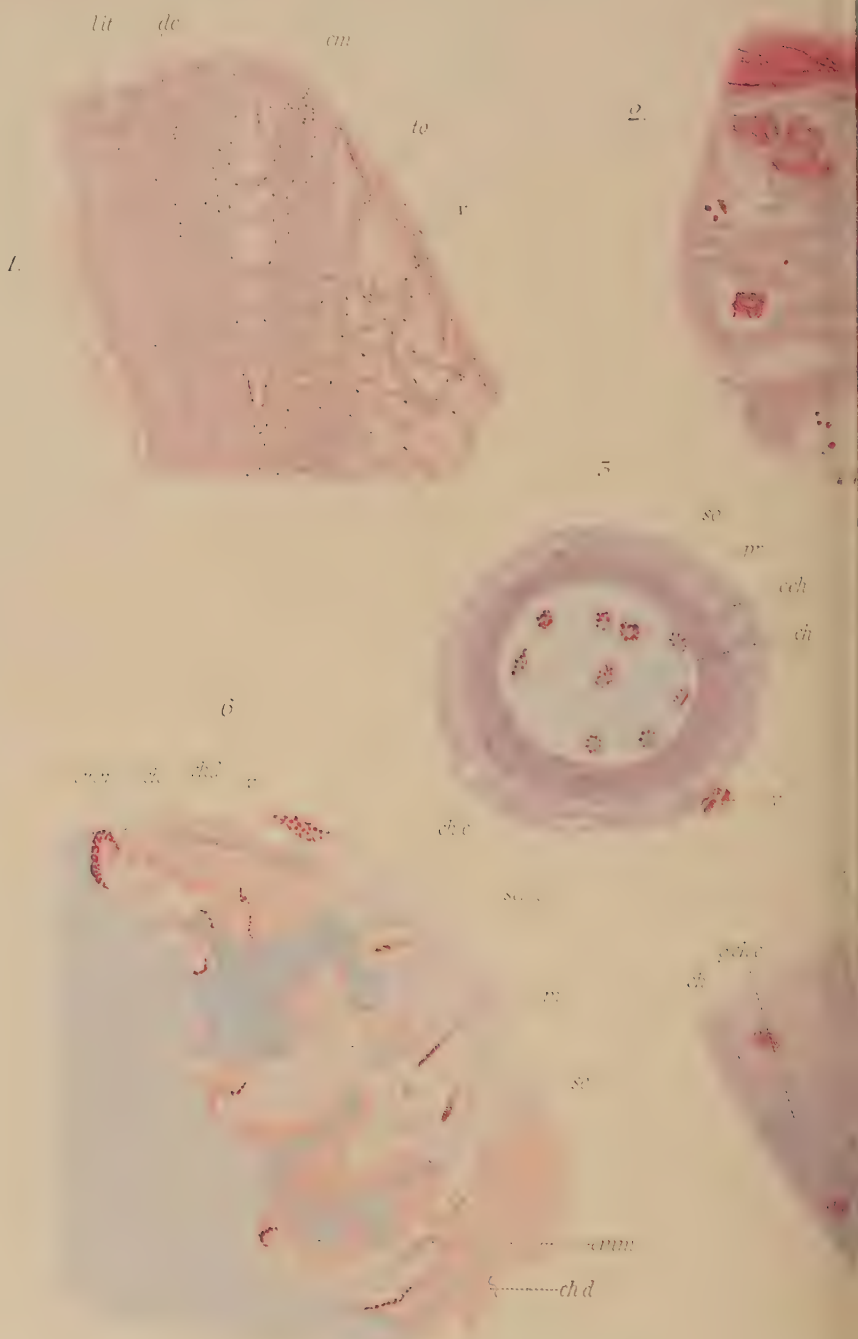
Planche V.

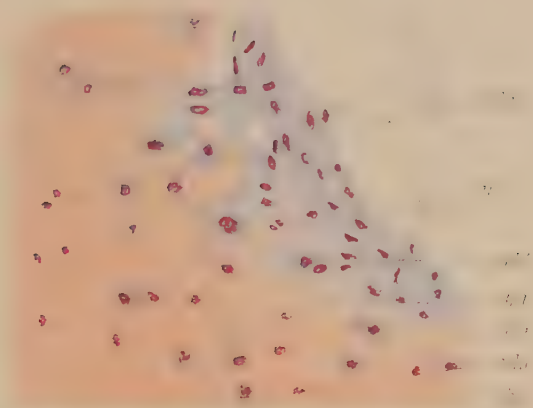
- Fig. 1. — Portion d'une coupe longitudinale de vertèbre de *Merluccius vulgaris*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *c.c.* corde dorsale; *d.c.* double cône; *l.it.* ligament intervertébral; *c.m.* cavité médullaire; *v.* vaisseau; *t.o.* travée ostéoïde.
- Fig. 2. — Portion de la plaque basale d'une boucle de *Raja clavata*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 1; *pr.* périoste; *m.c.* masse cellulaire; *gr.p.* grains protoplasmiques; *tr.* travée calcifiée; *s.fb.* substance fibrillaire.
- Fig. 3. — Coupe transversale d'une épine hémale de *Protopterus annectens*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *ch.* cartilage; *c.ch.* cellule cartilagineuse; *s.o.* substance osseuse; *pr.* périoste; *v.* vaisseau.
- Fig. 4. — Portion de la surface interne de la calotte cartilagineuse d'une vertèbre de *Leuciscus albidus*; safranine et picro-indigo carmin; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* substance cartilagineuse normale; *ch.* substance cartilagineuse en voie de disparition; *c.ch.o.* cellule cartilagineuse ordinaire; *c.ch.h.* cellule cartilagineuse hypertrophiée; *c.ch.r.* cellule cartilagineuse régénérée; *f.cj.* fibrilles conjonctives; *v.* vaisseau; *c.m.* cellule médullaire; *s.o.* substance osseuse; *c.ch.l.* cellule cartilagineuse libérée.
- Fig. 5. — Portion de la surface interne de la calotte cartilagineuse de l'arc inférieur d'une vertèbre d'*Alosa finta*; safranine et bleu d'aniline; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* substance cartilagineuse normale; *ch.d.* substance cartilagineuse en voie de disparition; *c.ch.o.* cellule cartilagineuse ordinaire; *c.ch.m.* cellule cartilagineuse se multipliant; *c.ch.r.* cellule cartilagineuse régénérée; *m.* moelle; *c.ch.l.* cellule cartilagineuse libérée.
- Fig. 6. — Surface d'ossification de la tête du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *ch.c.* cartilage calcifié; *s.ch.c.* sphère de cartilage calcifié; *s.o.* substance osseuse; *v.* vaisseau; *m.* moelle;

ch.d. point où le cartilage se détruit par fonte ;
c.m.m. portion où il est détruit par les cellules à noyaux multiples et les vaisseaux.

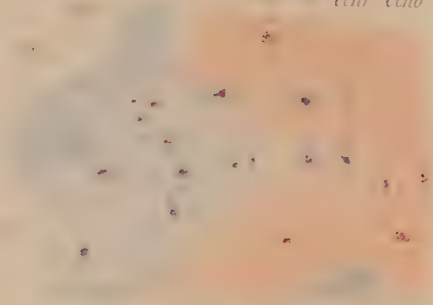
Fig. 7. — Portion de la coupe précédente où le cartilage se détruit par fonte directe ; Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *v.* vaisseau ; *c.m.* cellule médullaire ; *f.cj.* fibrilles conjonctives ; *ch.* cartilage ; *g.ch.c.* grains de cartilage calcifié ; *c.ch.* cellules cartilagineuses ; *ch.d.* substance cartilagineuse en voie de disparition.

Fig. 8. — Portion de la fig. 6, où le cartilage calcifié est attaqué par des cellules à noyaux multiples. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *ch.* cartilage ; *c.ch.* cellule cartilagineuse ; *g.ch.c.* grain de cartilage calcifié ; *s.ch.c.* sphère de cartilage calcifié ordinaire ; *s.ch.c'* id. ayant pour centre une cellule ; *ch.c.* masse de cartilage calcifié ; *v.* vaisseau ; *m.* moelle ; *s.o.* substance osseuse ; *c.m.m.* cellule à noyaux multiples.





chr echo



ech

Planche VI.

- Fig. 1. — Coupe transversale d'un arc branchial de *Merlangus pollachius*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *s.o.* substance ostéoïde; *pr.* périoste; *c.o.* ostéoblastes.
- Fig. 2. — Portion de la coupe précédente; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* cartilage; *s.o.* substance ostéoïde; *pr.* périoste; *c.ch.p.* cellules cartilagineuses aplaties.
- Fig. 3. — Portion d'une coupe longitudinale de la corne frontale de *Chimæra monstrosa*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.c.* cartilage calcifié; *f.ch.c.* fibro-cartilage ossifié; *t.f.c.* tissu fibreux ossifié; *t.f.* tissu fibreux ordinaire.
- Fig. 4. — Comme la précédente; bleu d'aniline et safranine: *ch.c.* cartilage calcifié; *c.ch.* cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse; *t.f.c.* tissu fibreux ossifié; *c.o.* cellule osseuse; *f.f.c.* faisceau fibreux calcifié pénétrant dans le cartilage.
- Fig. 5. — Portion d'une coupe longitudinale de la tête articulaire du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *s.o.* substance osseuse; *ch.* cartilage; *c.ch.* cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse; *c.g.* couche génératrice; *pr.* périoste.
- Fig. 6. — Coupe transversale d'une lamelle branchiale de *Merlangus pollachius*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *n. ch. c.* noyau cartilagineux calcifié; *ch.* cartilage; *s. o.* substance osseuse; *pr.* périoste; *v.* vaisseau.
- Fig. 7. — Coupe d'une lamelle branchiale de *Mullus surmuletus*, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *n. ch.* noyau cartilagineux calcifié; *ch. c.* cartilage; *c. ch. d.* cellules cartilagineuses atrophiées; *pr.* périoste; *s. o.* substance osseuse; *v.* vaisseau.
- Fig. 8. — Coupe longitudinale d'une lamelle branchiale de *Gadus luscus* au niveau de son insertion; *ch. c.* cartilage calcifié; *c. chd.* cellules cartilagineuses

isolées et atrophiées; *c. g.* couche génératrice;
s. o. substance osseuse; *pr.* périoste.

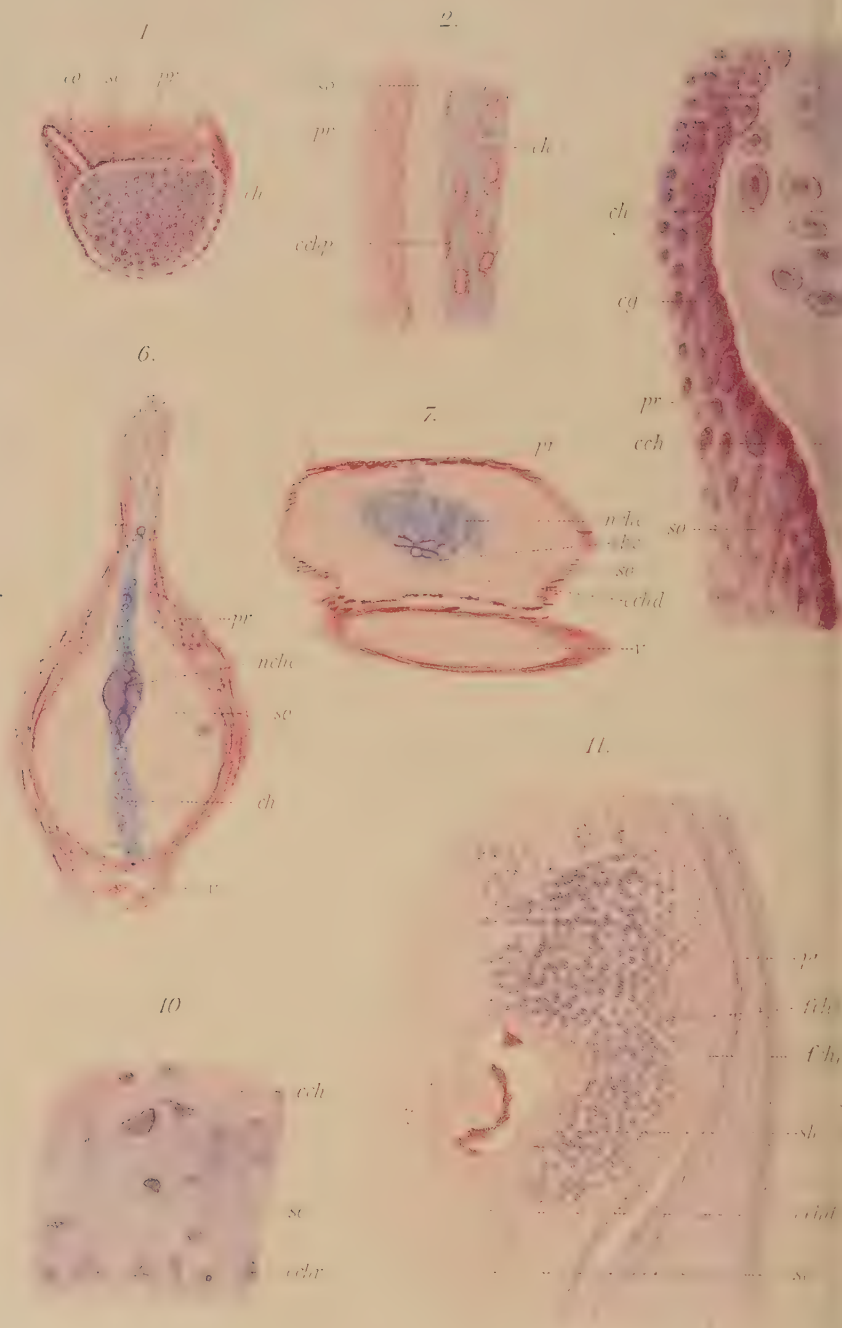
Fig. 9. — Partie externe de la calotte cartilagineuse de l'arc vertébral inférieur de *Leuciscus albidus*; bleu d'aniline et safranine; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *s. o.* substance osseuse; *ch.* cartilage; *ch.* cellule cartilagineuse isolée dans la substance osseuse.

Fig. 10. — Même préparation; *c. ch. r.* cellules cartilagineuses ramifiées dans la substance osseuse.

Fig. 11. — Partie externe de la ceinture scapulaire de *Chaetodon*, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *pr.* périoste; *s. o.* substance osseuse; *s. h.* système de Havers; *f. ch. c.* fibro-cartilage calcifié; *s. o.* substance osseuse; *c. ch. i.* cellules cartilagineuses isolées.

Fig. 12. — Double cône vertébral d'*Amia calva*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *l. it.* ligament intervertébral; *c. m.* cavité médullaire; *s. h.* système de Havers; *f. ch. c.* fibro-cartilage ossifié; *s. o.* substance osseuse; *c. ch. i.* cellule cartilagineuse isolée.

Fig. 13. — Portion externe de la coupe précédente; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *l. it.* ligament intervertébral; *pr.* périoste; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. ch. d.* cellule cartilagineuse imparfaite; *c. o.* cellule osseuse; *s. o.* substance osseuse.



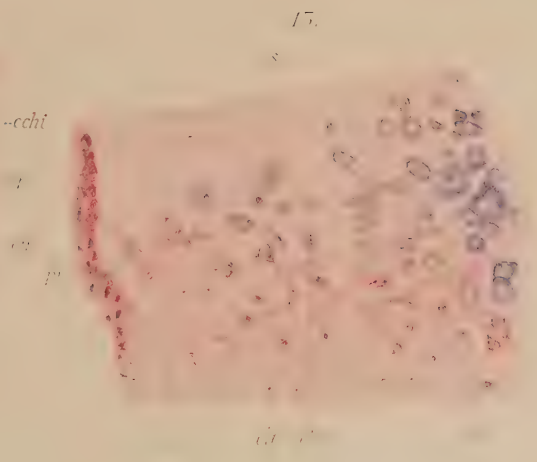
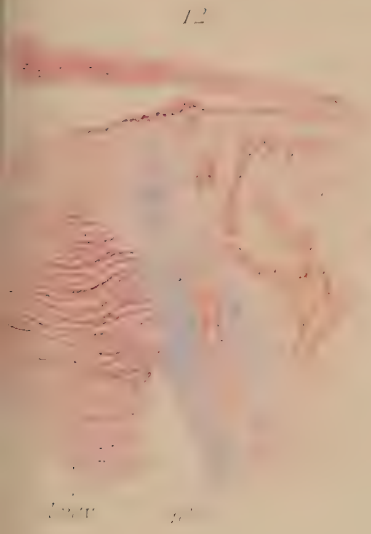
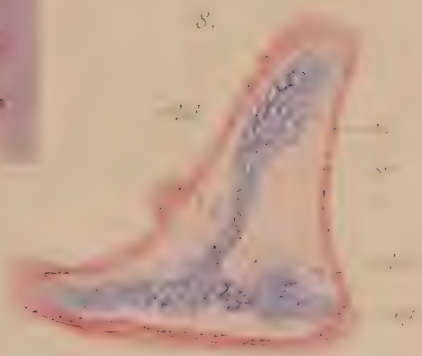
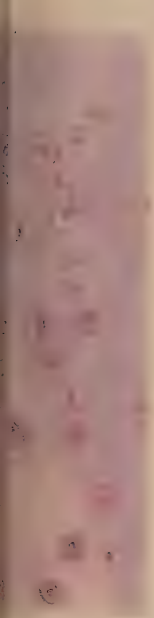


Planche VII.

Fig. 1. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône chez *Thynnus*; bleu d'aniline et safranine; Leitz, obj. 3, chambre claire; *l. it.* ligament intervertébral; *pr.* périoste; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. ch. d.* cellule cartilagineuse imparfaite; *c. o.* cellule osseuse; *s. o.* substance fondamentale osseuse.

Fig. 2. — Portion externe du même, Leitz, obj. 12, chambre claire: *f. li.* fibre du ligament intervertébral; *f. d. c.* fibre du double cône; *c. l. i.* cellule du ligament intervertébral; *c. g.* cellule plus grosse et gonflée; *c. r.* cellules encapsulées à protoplasma rétractile; *c. c.* cellule entourée d'un petit nuage de substance cartilagineuse.

Fig. 3. — Substance cartilaginiforme du même organe; même préparation; *f. c.* tissu fibreux calcifié; *ch.* substance fondamentale cartilagineuse; *cp.* capsule d'une cellule cartilagineuse; *pr.* protoplasma rétracté.

Fig. 4. — Cellule godronnée du double cône de *Thynnus*.

Fig. 5. — Double cône vertébral de *Mullus surmuletus*. Bleu d'aniline et safranine; Nachet, obj. 5, oc. 2; *l. it.* ligament intervertébral; *d. c.* double cône; *c. m.* cavité médullaire; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. r.* cellule à protoplasma rétractile; *pr.* périoste.

Fig. 6. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Trachypterus*. Eosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *cc.* corde dorsale; *l. o.* lamelle osseuse juxtacordale; *tr. o.* travée osseuse; *t. m.* tissu médullaire; *pr.* périoste.

Fig. 7. — Portion de la même coupe. Nachet, obj. 7, oc. 2: *tr.* travée osseuse; *c. p. o.* cellule plate de la substance ostéoïde; *fb.* fibrille conjonctive; *t. m.* tissu médullaire; *c. cj.* cellule conjonctive.

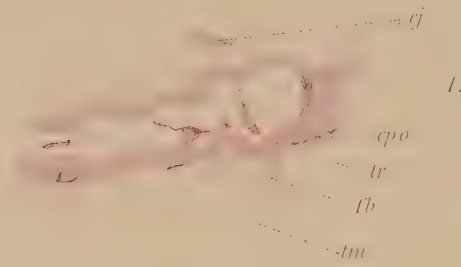
Fig. 8. — Portion de la lamelle cartilagineuse externe de la ceinture scapulaire d'*Orthogoriscus mola*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *cm.* cavité médullaire; *s. o.* substance ostéoïde; *sh. y.* substance ostéoïde; *pr.* périoste.

Fig. 9. — Portion d'une des quatre baguettes osseuses de la ceinture scapulaire d'*Orthagoriscus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *tr. o.* travée ostéoïde; *pr.* périoste; *c. o.* ostéoblastes; *s. hy.* substance hyaline.

Fig. 10. — Lamelle osseuse de recouvrement d'une apophyse vertébrale d'*Orthagoriscus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *l. o.* lamelle ostéoïde médiane; *c. lo.* cellules de cette lamelle; *ch.* cartilage; *t. f.* tissu fibreux; *v.* vaisseau; *tr. o.* travée ostéoïde; *s. hy.* substance hyaline.

Fig. 11. — Portion d'une coupe longitudinale de vertèbre d'*Orthagoriscus*; picro carmin; *l. o.* lamelle ostéoïde; *f. hy.* fibres de la substance hyaline; *chy.* cellule de la substance hyaline; *s. hy.* substance hyaline.

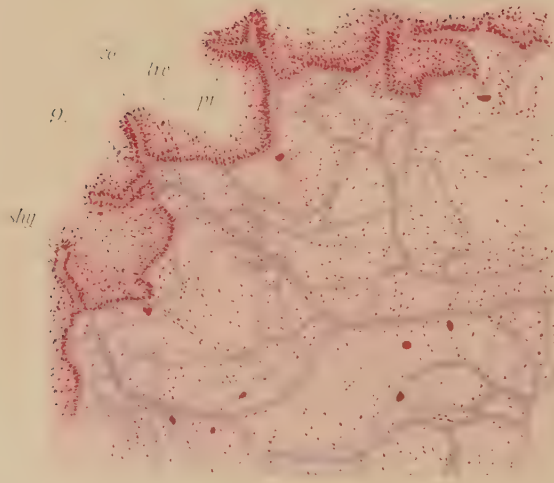
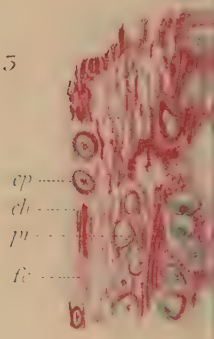
7.



6.



5



v
tf
tre
shy
le
clo
ch

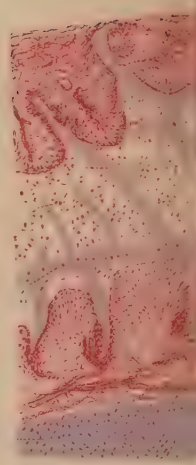




PLANCHE VIII.

Planche VIII.

- Fig. 1. — Couche génératrice de la substance hyaline dans une partie de la fig. 2, Pl. VII. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *co.* ostéoblastes; *cg.* cellules génératrices de la substance hyaline; *s. hy.* substance hyaline; *c. hy.* cellules renfermées dans cette substance hyaline.
- Fig. 2. — Groupes de cellules de la substance hyaline en voie de multiplication; *z. j.* zone claire, jeune; *s. hy.* substance hyaline; *c. hy.* cellules.
- Fig. 3. — Diverses cellules de la substance hyaline de l'occipital, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ft. c.* fibres coupées transversalement; *ftc.* id. entourée d'une cellule; *c. hy.* cellule.
- Fig. 4. — Cellules d'une partie plus colorée et plus fibreuse de la substance hyaline.
- Fig. 5. — Divers types de cellules de la substance hyaline. *a. b. c.* cellules se séparant.
- Fig. 6. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Balistes viridescens*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 3, oc. 2: *tr.* travée ostéoïde; *s. hy.* substance hyaline; *pr.* périoste; *m.* moelle; *cc.* corde dorsale; *c. m.* cavité médullaire avec de la substance hyaline; *c. m'.* cavité plus petite, sans substance hyaline; *p. a.* pointe d'accroissement.
- Fig. 7. — Portion d'une coupe du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 5, oc. 2: *tr.* travée; *pr.* périoste; *c. o.* ostéoblastes; *m.* moelle; *s. hy.* substance hyaline; *s. f. n. c.* substance fondamentale osseuse non calcifiée; *v.* vaisseau; *c. p. o.* cellule plate.

